

ESSAIS SUR LA DISTRIBUTION ET L'HISTOIRE DES ANGIOSPERMES TROPICALES DANS LE MONDE

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : La répartition des Angiospermes ligneuses tropicales est étudiée ainsi que de nombreux cas remarquables de disjonctions et de liaisons intercontinentales, à l'échelle des familles, sous-familles, tribus, et parfois espèces. Après une étude critique des explications possibles de ces faits, une explication générale est proposée fondée sur les hypothèses d'une origine tropicale des Angiospermes, de la théorie wégenérienne de la dérive des continents, et de la succession depuis le crétacé de diverses vagues floristiques, les plus récentes submergeant les plus anciennes. En particulier, il est probable que toutes les flores tempérées d'Angiospermes ligneuses eurent une origine tropicale.

SUMMARY : Comparative study of the problems of the distribution of tropical woody Angiosperms as well as of a good deal of remarkable cases of disjunctions and intercontinental liaisons, either in the rank of family, subfamily, tribe, and sometimes species. The author proposes, after a critical study of the possible explanations of these facts, a general explanation, based upon the hypotheses of a tropical origin of the Angiosperms, of Wegener's theory of the continental drift, of the succession, of several diverse floristic waves since the Cretaceous period, of which the more recent submerge the more ancient ones. In particular, it is probable that all the temperate floras of woody Angiosperms are of tropical origin.

SOMMAIRE

Stratification latitudinale des grands ensembles floristiques mondiaux.....	192
Disjonctions intercontinentales. Cas de la flore australe tempérée et subtropicale	197
Disjonctions africaines	200
De l'assise continentale des familles et tribus tropicales	203
Liaisons intercontinentales.	
I. Cas d'aires satellites extra-atlantiques Amérique-Afrique. Genres et espèces du littoral et des régions maritimes	
a) Espèces des rivages atlantiques, mangroves et plages	208
b) Groupes typiquement américains représentés par de rares éléments en Afrique occidentale.....	209
c) Groupes africains sporadiquement représentés en Amérique..	214
II. Cas d'espèces africaines occidentales isolées appartenant à des groupes indo-malais ou océaniques	215
III. Cas des liaisons Madagascar-Asie, Océanie	217
IV. Reliques de variations mésogéennes.....	219

La mangrove indo-pacifique	220
Disjonctions transpacifiques et disjonctions africano-européennes.....	221
Préludes à l'histoire tertiaire des flores d'angiospermes	223
Hypothèse sur la position et les déplacements de l'équateur tertiaire	227
Groupes à aires bipolaires ou bitropicales. Théorie générale des vagues floristiques	232
Un problème particulier africain, la distribution des Casalpiniées (Eucasalpinées)	236
Théories sur l'origine australe générale des angiospermes	238
Origine tropicale des flores ligneuses tempérées	241
Brève histoire hypothétique des flores tertiaires de l'Afrique.....	243

L'histoire de la distribution des grands groupes naturels d'Angiospermes est l'effet de leur origine la plus primitive et, dans le déroulement des temps géologiques, de leur phylogénèse, de leurs migrations, de leur compétition pour la place, celles-ci étant liées aux transformations des terres et des bioclimats. La distribution actuelle est un moment à la fois de cette histoire, de leur évolution et des changements des milieux. Leurs aires sont aujourd'hui limitées à des continents ou à des parties de continents, ou au contraire étendues universellement; elles sont souvent plus ou moins morcelées, parfois très réduites ayant alors le caractère de reliques; elles sont parfois amphiéquatoriales mais peuvent être aussi curieusement bitropicales. La connaissance de cette chorologie des groupes ne permettrait-elle pas de dégager certains faits généraux ayant des rapports certains ou vraisemblables avec leur histoire et avec celle de la Terre. C'est ce que nous voudrions examiner. Cette étude suppose acquise la connaissance fondamentale des aires géographiques. Celle-ci est assez avancée aujourd'hui pour que notre entreprise mérite d'être tentée, si nous nous limitons à la chorologie des plus grands groupes systématiques, familles et sous-familles, tribus et sous-tribus; mais avec une réserve capitale et évidente cependant, c'est que la systématique de ces groupes soit solidement établie. Ce n'est pas toujours le cas. La position de quelques-uns est toujours un sujet de recherches ou de contestations entre botanistes; les opinions diffèrent sur les rapprochements et démembrements à faire, sur les divisions tribales à introduire et sur les phylums les plus vraisemblables. Dans l'ensemble nous admettons cependant que les grandes structures des Angiospermes sont fixées, même s'il est vrai que beaucoup de consolidations et de révisions restent à faire. Nous pensons ainsi que notre projet d'étude est réalisable, mais comme nous en percevons les limites et les moyens, nous la qualifions prudemment de simples essais.

Au point de vue phytogéographique et phylogénétique qui est le nôtre, les unités les plus intéressantes sont quelquefois les familles et sous-familles mais plus encore, pour des recherches plus approfondies et plus précises, les tribus. Celles-ci plus restreintes territorialement, plus homogènes taxonomiquement, paraissent plus exactement adaptées à un cadre géographique défini dans lequel elles ont évolué. Souvent nos familles sont très grandes, et la non considération de leurs divisions naturelles ne permettrait pas de retirer valablement de leur examen

chorologique toutes les conclusions utiles et possibles. Pour cette raison nous ne nous dissimulons pas que de grands développements sont encore à attendre et à souhaiter de la systématique et de la morphogénèse des groupes végétaux. Cette opinion peut paraître étonnante à une époque où la systématique est pour certains une branche de la botanique qui est dépassée sinon figée. Il est plus exact de dire que les progrès d'autres branches de la botanique la laissent effectivement en arrière dans l'esprit de nos contemporains; mais si elle est bien restée en arrière, si elle n'a pas suivi après de si brillants débuts en France la progression d'autres, si elle paraît délaissée de nos jours, il n'en est pas moins exact de dire que c'est une science fondamentale qui demeure ainsi inachevée, de le regretter et d'affirmer qu'elle est indispensable pour avoir une connaissance plus exacte du règne végétal, des voies de son évolution, et de son histoire.

Notre projet est ambitieux, même s'il ne s'agit que d'essais. La flore des angiospermes du Monde tropical et de celles qui font la transition avec les Mondes tempérés, est quelque chose de considérable. Pour dominer un tel sujet, il faudrait une documentation et une mémoire qui, normalement, demanderaient le travail accumulé d'une existence entière. Peu de botanistes peuvent y prétendre. C'est une raison matérielle supplémentaire qui nous fait juger avec humilité nos essais.

Les divisions systématiques déjà établies à la dimension des grands groupes ne sont pas en réalité toujours rigides. Les murs de séparation sont souvent des cloisons de papier, que précisément les systématiciens déplacent avec facilité. Le sens de l'évolution phylétique qui tend à accentuer les divergences entre groupes, est perceptible lorsqu'il s'agit de taxons encore peu éloignés de leur rameau d'origine et de rapprochements taxonomiques souvent évidents. Malheureusement notre système de nomenclature sépare avec la même rigueur deux taxons très éloignés taxonomiquement comme deux taxons qui, au contraire très proches l'un de l'autre, appartiennent au même phylum. A moins d'avoir une connaissance personnelle raisonnée et critique de l'arbre généalogique de tous les groupes botaniques il n'est pas facile de tenir compte des affinités naturelles des groupes qui, bien que différemment nommés, peuvent être en réalité très rapprochés phylétiquement, puisqu'elles ne sont pas mises en évidence par la nomenclature établie par les spécialistes et que d'autre part les opinions de ceux-ci peuvent diverger. Or, dans une étude phytogéographique à très grande échelle, il importe évidemment beaucoup de tenir compte de ces affinités en vue d'une reconstitution de l'histoire de la distribution des flores.

Nous limiterons pratiquement nos investigations à celles des végétaux ligneux. Les herbacés sont trop sujets à des dispersions faciles par transports passifs des diaspores, pour que l'étude de leurs aires autorise généralement des conclusions sur l'histoire de ces aires, en rapport avec des variations des milieux par exemple.

Vouloir envisager l'histoire de la distribution d'une flore uniquement par des conclusions tirées de sa distribution actuelle, pourrait paraître

une méthode un peu superficielle si on oublait les vrais documents de l'histoire, les fossiles. Ce sont les véritables témoins des flores du passé. Nous ne négligerons certes pas les données de la paléontologie végétale, et nous en tirerons souvent argument, lorsqu'elles sont nombreuses à l'appui d'un argument, et indiscutées. Systématicien habitué aux recherches d'identification des plantes, en herbier et dans la nature, le plus souvent à partir d'échantillons stériles ou incomplets, nous connaissons les difficultés de ces déterminations. Or nous avons souvent été étonnés par la sûreté et l'optimisme de certaines déterminations faites par des paléontologistes sur des fossiles végétaux généralement plus imparfaits encore que les spécimens actuels qui nous posent des problèmes. Nous gardons alors une certaine méfiance, par exemple à l'égard de ces déterminations de fossiles tropicaux découverts en pays aujourd'hui tempéré, surtout celles qui furent faites au siècle dernier où les flores tropicales étaient encore si mal connues, et plus encore peut-être à l'égard de conclusions tirées de pollens que les vents transportent à des centaines, peut être parfois à des milliers de kilomètres. Nous aimerions que les déterminations anciennes de fossiles d'angiospermes soient accompagnées d'une attestation du degré de certitude qu'un examen critique récent pourrait leur apporter.

Faute de cette certitude, les données paléontologiques peuvent parfois apporter de sérieux éléments de trouble.

STRATIFICATION LATITUDINALE DES GRANDS ENSEMBLES FLORISTIQUES MONDIAUX

Les grandes flores mondiales des Angiospermes se distribuent par zones latitudinales remarquables, évidemment en rapport avec la répartition des températures à la surface de la Terre. Il y a des flores de pays chauds, tempérés chauds, tempérés, froids, correspondant aux zones équatoriale et tropicale, subtropicale, tempérées et froides. En se limitant aux familles les plus importantes, les plus caractéristiques ou les mieux connues de ces zones, nous reconnaissons immédiatement les successions suivantes du nord au sud :

FLORES TEMPÉRÉES FROIDES ET CHAUDES, ET TRANSITION AVEC LES FLORES SUBTROPICALES DE L'HÉMISPÈRE NORD :

Acéracées, Bétulacées, Caprifoliacées, Clématidées, Cornacées¹, Grossulariacées, Cyrillacées, Ericacées (Rhododendroïdées, Vaccinioïdées), Eucommiacées, Euphorbiacées, Fagacées, Hamamélidacées, Hippocastanacées, Illiciacées, Juglandacées, Magnoliacées, Nyssacées, Platanacées, Punicacées, Rosacées, Salicacées, Schizandracées, Ulmées, etc.

1. Les limites des Cornacées, leur division en tribus et genres sont très controversées. Les genres de l'hémisphère sud ne seraient pas — d'après certains auteurs — à mettre dans les Cornacées.

FLORES TROPICALES :

Anacardiées, Annonacées, Apocynacées, Araliacées, Bignoniacées, Bombacacées, Burséracées, Césalpinioidées, Capparidacées, Caryocaracées, Combrétacées, Chrysobalanacées, Diptérocarpacées, Ébénacées, Élaéocarpacées, Euphorbiacées, Flacourtiacées, Hirtellacées, Guttifères, Lauracées, Lécythidacées, Méliacées, Moracées, Myristicacées, Myrtacées (p.), Sapindacées, Sapotacées, Sterculiacées, Symplocacées, Théacées, Tiliacées, Ulmacées (p.), Rubiacées, etc.

FLORES TROPICALES, SUBTROPICALES ET TEMPÉRÉES CHAUDES DE L'HÉMISPHERE SUD :

Cunoniacées, Protéacées, Monimiacées, Lauracées, Myrtacées, Éricoidées, Wintéracées, Épacridacées, Thyméléacées, Eucryphiacées, Élaéocarpacées, Pittosporacées, Araliacées, Fagacées (Nothofagus), Bruniacées, Myrothamnacées, etc.

La séparation entre ces trois grandes zones floristiques, géographiques et bioclimatologiques résulte des processus de la genèse des flores, et de leurs allinités écologiques. Elle est toutefois généralement renforcée par l'existence de larges zones érémitiques qui d'une façon presque continue, s'étendent d'ouest en est à la hauteur des 30^e latitude environ. Un coup d'œil sur la carte des régions désertiques ou très arides du Monde, montre ces déserts qui, en Amérique du Nord, vers les frontières ouest des U.S.A. et du Mexique séparent la flore tempérée de la flore tropicale mexicaine (Great Basin Desert, Mojave Desert, Sonoran Desert, Chihuahuan Desert), de la Californie au Golfe du Mexique, à l'exception d'un couloir aride, mais non désertique, qui s'étend le long de la mer caraïbe, du N.-E. du Mexique au Texas. Les contacts entre la flore tempérée chaude non aride du sud des U.S.A. et la flore subtropicale du nord du Mexique sont donc très réduits. La flore de la Floride appartient à la flore tempérée chaude en dépit de la présence de nombreux éléments tropicaux, concentrés surtout à la pointe marécageuse de la presqu'île et sur le littoral du golfe du Mexique.

En Amérique du Sud, la flore tempérée antarctique est isolée des formations subtropicales par les steppes et déserts qui coupent le continent depuis les déserts marins et andins du nord du Chili jusqu'aux pampas argentins. Aucun contact donc n'est établi entre la flore tempérée de l'extrême sud et les formations subtropicales les plus méridionales du Chaco et de Tucuman.

En Afrique l'immense Sahara, de l'Océan atlantique à la mer Rouge sépare d'une façon absolue la flore tempérée chaude de l'Afrique du Nord des formations soudaniennes tropicales. Vers l'extrémité australe du continent, la flore du Cap, type remarquable de la flore tempérée et subtropicale australe, est séparée des formations subtropicales de l'intérieur par les déserts et steppes du Karroo, du Namib et du Namaqualand.

Le Sahara se prolonge vers l'intérieur du continent asiatique jus-

qu'à l'Indus (Sind), par les déserts d'Arabie, irano-turkmènes puis loin et plus continentaux par les déserts centrasiatiques (Gobi).

Le continent australien est occupé en son milieu par de vastes déserts tropicaux (Great sandy Desert, Gibson Desert, Great Victoria Desert, Simpson Desert). La flore tempérée à l'extrémité S-W de l'Australie est donc isolée.

La zone floristique tropicale est ainsi encerclée par les zones érémitiques qui défendent les approches des flores tempérées nord et sud, à l'exception des régions côtières orientales qui généralement, suffisamment pluvieuses, sont forestières, et où deux flores, tempérée et tropicale, se rejoignent et se mélangent dans des secteurs de transition. Cela se présente dans la Chine méridionale et sur les côtes est-australienne.

Suivant les parallèles terrestres, une immense barrière désertique ou très aride, s'étend donc presque sans discontinuité dans l'ensemble Afrique-Asie du 20° long. W au 110° long E, soit sur 130° longitude, divisant le Monde tropical (au sud du 30° parallèle) en deux blocs continentaux, biologiquement séparés par des déserts et par l'Océan Indien sur des distances considérables : bloc central africain et bloc de l'Asie du Sud-Est prolongé par l'archipel malais.

En Asie des contacts flore tempérée-flore tropicale s'observent également de l'Inde à la Chine du Sud sur les hautes pentes des montagnes de l'Himalaya, de l'Assam et du Yun-nan, la première remplaçant progressivement la seconde avec l'altitude.

Le fait capital reste de constater d'un point de vue d'ensemble l'unité floristique à l'échelle des familles et tribus de chacune des 3 zones latitudinales floristiques étendues, grossièrement parallèles, au travers de tous les continents, en dépit des barrières océaniques.

Cette structure latitudinale n'est évidemment pas absolue, surtout dans des secteurs de transition où, n'étant pas empêchée par des obstacles physiques, mers, déserts, la distribution des éléments des flores est soumise aux seules conditions mésologiques et où par conséquent des mélanges se produisent. Il faut aussi considérer, comme nous l'écrivons plus loin, que des déplacements importants de flores se sont produits dans les temps géologiques, chacun d'eux ayant amené des conflits entre flores en extension envahissantes et flores anciennement en place. Il en est résulté des brassages, et des séquelles de ces dernières conservées à la faveur de conditions locales.

Un deuxième fait est la différence très marquée de composition entre la flore tempérée nord et la flore tempérée sud, de part et d'autre de la zone tropicale. Elles sont d'essences différentes. Aux chênes, noyers, bouleaux, etc... du nord s'opposent les Protéacées, Cunoniacées, etc. Au genre extrême méridional de Fagacées (*Nothofagus*), correspond le genre *Fagus* de la zone tempérée nord mais c'est une exception remarquable. La flore septentrionale et la flore australe semblent donc avoir eu des origines distinctes.

Nous retrouvons à propos des Angiospermes les remarques que j'avais faites à propos des Conifères. La flore coniférale de l'hémisphère

nord est distincte de celle de l'hémisphère sud¹. L'équateur et la flore équatoriale séparent deux empires floristiques distincts. Ce sont des faits difficilement explicables.

Il est intéressant pour la paléocologie de savoir quels grands groupes taxonomiques sont plus nettement représentatifs d'une zone ou d'une autre. Par exemple on peut considérer que les familles des Annonacées, Sapotacées, Ébénacées, sont sur tous les continents nettement caractéristiques de la flore tropicale et qu'ainsi la découverte en un lieu d'un fossile appartenant à l'une de ces familles indique que le climat qui régnait en ce lieu à la période géologique où vivait l'espèce fossile était tropical. Il est vrai que, de nos jours, très rarement des espèces de ces 3 familles vivent dans la zone tempérée. Des exceptions confirment la règle. Les Annonacées ont plusieurs représentants aux U.S.A. du genre antillais *Asimina* (vallée du Mississipi, W. New York, Nebraska), et du genre *Deeringothamnus* en Floride.

Les Sapotacées ont un genre monospécifique endémique dans le sud Marocain (*Argania*). C'est le plus septentrional de la famille. *Diospyros virginiana* du Texas s'étend à la Floride et au Connecticut.

La famille nettement tropicale des Moracées a quelques représentants aux U.S.A. : *Mactura pomifera* au sud-est (Arkansas, Oklahoma, Louisiana, Texas) et *Morus rubra* dans une aire très vaste couvrant la moitié est du pays. Le genre *Morus* américain et asiatique plutôt subtropical, compte une (—2) espèce dans la forêt dense tropicale africaine.

La famille des Ulmées se partage entre la flore tempérée nord (*Ulmus*, *Planera*, *Zelkova*) et la flore tropicale. Le genre *Cellis* est particulièrement remarquable puisqu'il a des espèces à la fois dans la zone tempérée nord (7 espèces aux U.S.A., 4 espèces en Europe (*C. australis*) et au Proche-Orient), Chine et Japon, mais aussi dans les forêts tropicales africaines (8 espèces).

Les Lauracées caractérisent par leur richesse en genres et espèces les flores tropicales américaines et indo-malaises. Cependant elles sont encore relativement abondantes aux U.S.A. où 9 genres sont représentés; il est vrai surtout en Floride qui est une porte ouverte sur la flore tropicale caraïbe. Dans la région méditerranéenne on ne connaît qu'une espèce de *Laurus* et une aux îles Canaries et à l'île Madère.

La famille des Myrtacées considérablement répandue dans l'hémisphère austral (australien, mélanésien, américain) compte aux U.S.A. (Floride), 9 espèces d'*Eugenia* (s.l.) et 2 espèces de *Calyptanthus*. Une unique espèce de *Myrtus* est méditerranéenne (*M. communis*).

Les Oléacées, famille peu homogène, des flores tempérées et subtropicales des deux hémisphères a une très grande extension géographique. L'unique espèce méditerranéenne d'*Olea* est le représentant isolé d'un groupe paléotropical, aujourd'hui plutôt austral (flore capienne, 8 espèces).

1. A. AUBREVILLE — Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de Rudolf FLORIN — *Adansonia*, ser. 2. 4 (1) 1964.

La famille pantropicale des Tiliacées est représentée dans la flore, tempérée et subtropicale de l'hémisphère nord par le genre *Tilia*, dont une seule espèce, le tilleul, est présente en Europe, mais 6-8 aux U.S.A et 9 en Asie subtropicale.

Les Thymélacées se trouvent principalement en Afrique australe et tropicale, ainsi qu'en Australie. Quelques genres ont des aires septentrionales : *Daphne* en Europe, Afrique du Nord, Moyen Orient, et Asie jusqu'au Japon; *Thymelea*, Europe, Afrique du Nord, Moyen-Orient et Asie centrale; *Direa* au Nord-Est des U.S.A.

Les Cunoniacées, presque exclusivement australes ont parfois accès à la zone équatoriale en paraissant suivre les Andes ou les montagnes de la Malaisie.

Les Protéacées caractérisent la flore tempérée et subtropicale de l'hémisphère austral. C'est ainsi que, par exemple, on compte 750 espèces en Australie, 50 en Nouvelle-Calédonie, 260 dans la flore du Cap. Elles sont encore assez nombreuses en Amérique centrale et Amérique du sud avec 90 espèces. Il n'y a plus qu'un genre dans l'Asie du Sud-Est (*Helicia*). Des espèces de *Protea* et de *Faurea* s'étendent dans toute l'Afrique tropicale sèche, jusqu'en Afrique occidentale, mais il n'existe aucune espèce dans le massif forestier guinéo-congolais. Les *Protea* envahissent les savanes, mais n'appartiennent pas à la flore autochtone de forêt dense. Ce sont des étrangers dans la flore africaine occidentale.

Dans tous ces cas il s'agit d'espèces ou de genres vivant à des latitudes différentes de celles habituelles à leur genre ou famille. On doit les interpréter comme des extensions des aires principales (cas possible des espèces suivant les crêtes des chaînes de montagne et pouvant même traverser l'équateur), ou comme des séquelles d'aires anciennes disloquées (cas de reliques tropicales européennes, méditerranéennes et macaronésiennes).

La sous-famille des Légumineuses Cæsalpinioidées est essentiellement tropicale, surtout américaine et africaine. Quelques exceptions s'observent aux U.S.A. : *Cercis canadensis*, Bauliniée du New Jersey, s'étendant à l'Ouest au Minnesota et au Sud en Floride et dans l'Est du Texas; deux Eucæsalpiniées, *Gymnocladus dioica* largement répandu dans l'Est et *Gleditschia triacanthos* du Sud-Ontario à l'Est-Nebraska, au Texas et en Floride.

Rappelons que cet arbre bien connu en Europe, *Robinia pseudo-acacia* (Papilionacées), est originaire des U.S.A. (de la Pennsylvanie à la Georgie).

Dans la région méditerranéenne signalons *Cercis siliquastrum*, l'arbre de Judée, et le caroubier *Ceratonia siliqua*.

Parmi les Araliacées, la plupart des *Hedera* habitent la région chaude, en Amérique du Sud et en Asie. Cependant il subsiste un lierre européen (*H. helix*) qui fleurit en automne et fructifie en hiver. *Aralia spinosa* représente la famille aux U.S.A., en zone tempérée. Parmi les Rhamnacées on connaît aux U.S.A. un *Rhamnus purshiana*.

Les exemples de familles de la zone tempérée de l'hémisphère nord,

qui détachent « apparemment » des représentants en pleine zone tropicale sont moins communs. Il s'agit généralement d'espèces qui peuplent les hautes montagnes et qui, longeant les chaînes, semblent pénétrer par ce moyen, parfois profondément, dans les régions tropicales.

Les cas les plus remarquables sont les forêts de chênes (*Quercus*) qui depuis les chaînes mexicaines, suivent l'Amérique centrale et atteignent les Andes colombiennes. Une espèce vit même en Amérique centrale dans les plaines littorales. Par la même voie montagnarde des chênes apparemment venus du sud asiatique se sont établis en Malaisie. Une espèce habite aussi près de la mer, à Bornéo. Le genre voisin *Pasania* est nettement tropical et subtropical, depuis la Chine méridionale et le Japon à la Nouvelle-Guinée.

De même si *Castanea* appartient à la flore tempérée européenne, Est-asiatique et de l'Amérique du Nord, *Castanopsis* est nettement tropical, asiatique et malais.

Le genre *Juglans*, noyers caractéristiques de la zone tempérée nord, par le chemin des montagnes de l'Amérique centrale et des Andes « descend » avec *Juglans australis* jusqu'en République Argentine.

Nous reviendrons plus loin sur des explications de ces dépassements géographiques et écologiques.

Tous ces exemples, si nombreux pussent-ils paraître à première vue ne sont cependant que des exceptions à côté des dizaines de milliers des autres espèces de toutes ces familles qui se groupent par zones latitudinales dans les deux hémisphères. Si l'on n'attache pas d'importance exagérée à des cas chorologiques confus et isolés, il subsiste les faits essentiels des zones floristiques latitudinales, la principale étant sensiblement équatoriale-tropicale, la plus riche en familles et genres, et les deux autres extra-tropicales, nord et sud, n'étant pas floristiquement homologues.

La structure générale des grands groupes est grossièrement mais nettement en rapport avec la division bioclimatologique de la Terre. La répartition des groupes systématiques est liée à la température et aussi aux rythmes biologiques. A cet égard il convient de remarquer, par exemple, que la zone équatoriale, les zones tropicales, ont des rythmes climatiques propres qui ne sont pas ceux des zones dites tempérées chaudes. C'est pourquoi les flores tropicales orophiles ne sont pas en réalité des flores tempérées, en dépit de certaines parentés taxonomiques.

DISJONCTIONS INTERCONTINENTALES CAS DE LA FLORE AUSTRALE TEMPÉRÉE ET SUBTROPICALE

Les aires géographiques de tous les taxons sont, à l'intérieur d'un continent, toujours plus ou moins morcelées. Cette fragmentation peut résulter de multiples causes géographiques ou biologiques. Nous ne nous intéressons ici qu'aux disjonctions intercontinentales à l'échelle des

familles, tribus, genres et plus rarement espèces, dont les explications sont à rechercher généralement dans l'histoire de la Terre, puisqu'il s'agit d'aires séparées par des océans et de vastes déserts. Dans certains cas cependant, surtout pour des espèces et genres des flores littorales, des transports transocéaniques de diaspores, ou des déplacements en suivant les côtes, peuvent expliquer les aires actuelles amphiocéaniques.

Le cas de disjonction le plus extraordinaire et le plus étendu est celui des flores tempérées et subtropicales australes. Il a retenu depuis longtemps l'attention des phytogéographes qui ne pouvaient manquer d'être étonnés par l'évidence des rapprochements à faire entre les flores caractéristiques des parties les plus australes des continents, c'est-à-dire entre les pointes extrêmes des continents, Amérique, Afrique, Australie, Mélanésie, qui sont séparées par les plus grandes distances intercontinentales à la surface de la Terre. Notre propos ici dans une étude d'ensemble des disjonctions intercontinentales est d'insister d'abord sur ce caractère extraordinaire de la disjonction d'une flore australe ou « subantarctique ». Nous ne relèverons pas les multiples exemples de liaison floristique au travers de ces océans subantarctiques qui ont été déjà exposés par plusieurs phytogéographes, pour nous en tenir aux familles d'angiospermes les plus caractéristiques de cette flore australe. Nous en tirerons plus loin la conclusion évidente qui s'impose.

Protéacées. La famille des Protéacées est typiquement australe. Les quelques genres qui « montent » vers le nord et dépassent l'équateur, *Helicia* en Asie, *Protea* et *Fauvea* en Afrique, *Panopsis* et *Roupala* en Amérique, ne sont que des exceptions à côté des 60 genres de la famille qui se répartissent dans la flore dite du Cap (10), Australie (38), Nouvelle-Calédonie (9), Fidji et Samoa (2), Nouvelle-Zélande (2), Madagascar (1-3). Certaines disjonctions génériques australes sont extraordinaires : *Lomatia*, Chili-Australie; *Orites*, Chili-Australie; *Embothrium*, Andes Chili-Pérou, Australie; *Geeuina*, Chili-Australie-Nouvelle-Guinée, genre proche de *Kermadecia* de la Nouvelle-Calédonie; *Euplassa* d'Amérique tropicale proche de *Steumerodendron* de Nouvelle-Calédonie.

Cunoniacées. Comme les Protéacées elles sont très nettement australes en dépit de quelques espèces de *Weinmannia* et *Spirwopsis* qui se trouvent en Malaisie, jusqu'aux Philippines. Le genre *Weinmannia* a une dispersion extraordinaire; ses 140 espèces, surtout montagnardes, se distribuent dans les Andes (78), du Sud jusqu'au Vénézuéla (17), en Indochine (91), Nouvelle-Guinée (6), Nouvelle-Calédonie (5), Fidji (4), Nouvelle-Zélande (2), et avec une étonnante concentration à Madagascar (26). En revanche et curieusement aucun *Weinmannia* n'est signalé dans la flore du Cap, ni en Australie. En Afrique australe, les Cunoniacées sont représentées par une espèce du genre *Cunonia*, dont on retrouve 11 autres en Nouvelle-Calédonie, et par un genre monotypique, *Platylophus*. La plus forte concentration de genres s'observe en Australie (12-13), en Nouvelle-Guinée (11), Nouvelle-Calédonie (7-8). Dans le

sud du Chili est signalé un autre genre monospécifique, *Caldcluvia*. Un second genre austral américain *Lamanonia*, a une aire couvrant le sud du Brésil, le Paraguay et le territoire de Misiones en République argentine.

Nothofagus. Plus remarquable encore est la dispersion intercontinentale du genre *Nothofagus*, le seul représentant austral de la grande famille des Fagacées de l'hémisphère nord. Les quelque 40 espèces de *Nothofagus* se dispersent entre le Chili (11-12), l'Australie (1), la Tasmanie (1), la Nouvelle-Zélande (5-6), la Nouvelle-Calédonie (5) et la Nouvelle-Guinée (16).

Myrtacées. La considérable famille des Myrtacées, proliférante dans l'hémisphère Sud, sauf en Afrique continentale, est représentée par une seule espèce dans la flore du Cap, qui serait peu significative si elle n'appartenait au genre mélanésien *Metrosideros*, auquel des îles Hawaï aux Célèbes, à la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande, on attribue 30-40 espèces. Près du genre *Metrosideros* se trouve au Chili un genre *Tepualia*.

Cornacées. Cette petite famille se divise en 2 groupes phytogéographiques, l'un plutôt boréal avec le genre *Cornus*, et l'autre austral. Celui-ci comprend plusieurs genres s'échelonnant de la Nouvelle-Zélande (*Griselinia*, *Corokia*), et de la Polynésie (*Dorisia*, *Laulea*) à l'Afrique du sud (*Curlisia*), Madagascar (*Greeva*, *Kaliphora*, *Melanophylla*). L'unique espèce africaine de *Curlisia*, *C. faginea*, se retrouve à Saint-Hélène. Le genre néo-zélandais *Griselinia* existerait également en Amérique du Sud.

Scrofulariacées. Le genre *Hebe* (100 spp), australo-papou (Nouvelle-Guinée, Australie du S. E., Nouvelle-Zélande), a 3 espèces à la pointe de l'Amérique du sud.

Turnéracées. Le genre américain tropical *Piriqueta* (29 spp) compte 3-4 espèces à Madagascar et 1 en Afrique du Sud. Bien que le genre soit largement tropical américain, nous le plaçons dans la flore australe en raison de son extension assez extraordinaire à Madagascar et à l'Afrique du Sud.

Eucryphiacées. Le genre *Eucryphia* est dispersé entre 3 petites aires australes : 2 espèces au Chili, 1 au Sud-Est de l'Australie, 2 en Tasmanie.

Monimiacées. Le genre *Laurelia* a deux espèces de grands arbres, l'une en Nouvelle-Zélande, l'autre au Chili.

Ericacées. Le genre *Pernellia* est découpé en 3 aires principales : une aire andine de la Terre de feu au Mexique, une seconde en Tasmanie et une troisième en Nouvelle-Zélande.

Rosacées. L'aire du genre *Acacia* (allié au genre boréal *Poterium*) s'étend sur la Nouvelle-Zélande, le sud de l'Australie, la région du Cap, l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale.

Roridulacées. Flore du Cap. Famille proche des Byblidacées représentée en Australie.

Plus loin nous tirerons les conclusions de l'écartèlement de cette flore australe intercontinentale.

DISJONCTIONS AFRICAINES¹

Il est assez frappant de constater que des familles tropicales sont présentes à la fois dans le Monde paléotropical, asiatique et océanien, et dans le nouveau Monde, mais absentes ou réduites à des éléments peu nombreux sur le continent africain. S'il s'agissait de quelques cas isolés, peut-être ne conviendrait-il pas d'attacher une grande importance à ces faits qui pourraient trouver des explications écologiques, mais comme il s'agit d'un faisceau de faits nombreux, on ne peut manquer d'être étonné de cette véritable disjonction africaine de grands groupes pantropicaux et d'en entrevoir des explications d'ordre paléoclimatique. Nous examinerons donc les cas où des familles, tribus, présentes en Asie-Océanie-Amérique sont absentes ou presque en Afrique.

Fagacées. *Quercus* et *Castanea* existent en Afrique du Nord sous un climat tempéré méditerranéen. Ces genres sont également présents avec de nombreuses espèces en Asie du Sud-Est sous des climats subtropicaux. Il n'est guère étonnant qu'on ne les trouve plus en Afrique nettement tropicale, bien que les *Quercus* « descendent » en Amérique tropicale en suivant les montagnes jusqu'en Colombie. L'Asie du Sud-Est et l'Indonésie tropicales sont le domaine d'autres genres proches de *Quercus* et *Castanea*, qui n'ont aucun correspondant ni en Amérique ni en Afrique.

Le genre tempéré *Fagus* présent de l'Est des U.S.A. au Japon, est disjoint en Asie centrale entre l'Inde et la Chine. Le genre austral *Nothofagus*, entre le Chili et l'Australie, n'existe pas en Afrique.

Juglandacées, Ulmées (*Ulmus*), Bignoniacées (*Catalpa, Campsis*), Staphyléacées, de la flore tempérée Nord, représentées en Amérique, parfois aussi en Europe, et en Asie du Sud-Est, n'ont aucun relai en Afrique tropicale.

Lauracées. Un cas net de disjonction africaine tropicale est marqué dans l'importante famille des Lauracées :

1. AUBREVILLE. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C. R. Soc. Biogéo. (1955).

	AMÉRIQUE	AFRIQUE	MADAGASCAR	ASIE S.-E.- OCÉANIE
<i>Sassafras</i> env.	1 sp	0	0	1
<i>Lindera</i> env.	2	0	0	60
<i>Ocotea</i> env.	200	3	17	0
<i>Phoebe</i> env.	25	0	0	5
<i>Endiandra</i> env.	2	0	0	50
	(Chili)			
<i>Litsea</i>	1	0	0	100
<i>Cryptocarya</i> env.	7	6	8	80
		(Afr. austr.)		

Il convient ici de souligner, à côté de la pauvreté africaine, la relative richesse malgache en Lauracées, puisque, outre les *Ocotea* et *Cryptocarya*, Madagascar comprend des genres endémiques, *Potameia* (4 spp) et *Ravensara* (18 spp.).

A ce tableau de vide africain continental il convient d'opposer le cas du genre *Beilschmiedia* qui est répandu de l'Amérique tropicale à l'Australie et la Nouvelle-Zélande avec, contrairement à tous les autres genres de la famille, une abondante représentation dans la forêt dense africaine de plaine et de montagne, de l'Est et de l'Ouest, soit 80 espèces environ. C'est pratiquement la seule Lauracée que l'on trouve dans la forêt dense guinéo-congolaise, alors que les Lauracées en général sont abondantes dans les forêts denses de l'Amérique du Sud, de l'Asie du Sud-Est, de l'Océanie, et même de Madagascar (5 genres, 53 spp). Les *Ocotea* décrits pour l'Afrique sont l'un (*Hypodaphnis*) localisé dans une petite aire du bas Cameroun, les 2-3 autres dans les montagnes de l'Afrique orientale.

Myrtacées. Une disjonction aussi nette existe dans la considérable famille des Myrtacées (env. 80 genres, 3 000 spp.) surtout concentrée dans l'hémisphère Sud, en Amérique du Sud, Australie et Mélanésie. Comme dans la famille précédente où un seul genre avait adopté l'Afrique tropicale et y proliférait, un cas semblable se présente chez les Myrtacées avec le genre *Eugenia* (incl. *Syzygium*), pantropical, abondamment représenté en Afrique tropicale et à Madagascar.

Il faut ajouter l'unique espèce de *Metrosideros*, genre australopapon et des îles Hawaï (30-40 espèces), décrite dans la flore du Cap.

Nous donnerons plus loin une explication particulière de la disjonction africaine des Myrtacées.

Théacées. Les Théacées ou Ternstroemiacées sont abondamment représentées en Asie tropicale du Sud-Est et en Océanie (17 genres), puis encore en Amérique tropicale (12 genres). Plusieurs genres sont même communs à l'Asie et à l'Amérique : *Ternstroemia*, *Stuarlea*, *Laplacea*, *Eurya*, *Gordonia*. L'Afrique est très peu pourvue de Théacées : 2 espèces de *Melchiora* (proche de l'*Adinandra* asiatique), 2 espèces de *Ternstroemia*, 1 espèce de *Ficalhoa*. Un autre genre monospécifique, *Vinea*, existe aux

Canaries et à Madère; Madagascar possède un genre endémique, *Asteropeia* à 5 espèces.

Il est intéressant de noter la grande dispersion des Théacées africaines. *Melchiora* compte 2 espèces de hautes montagnes, une occidentale dans l'île de San Tomé, l'autre orientale, abondante par places au Kivu, Tanganika, Ouganda. *Tersilœmia* de même a une espèce au Gabon (Mayumbé), et l'autre dans les montagnes du Tanganika. L'espèce unique de *Ficalhoa* est répandue en montagne de l'Angola à l'Afrique orientale.

Cette dispersion et cette localisation étroite des espèces leur donnent un caractère de reliques.

Wintéracées. Cette petite famille à prédominance australe n'a aucun représentant en Afrique. Elle compte 6 genres mélanésiens dont le genre *Drimys* connu aussi en Amérique tropicale avec 4 espèces.

Illiciacées. Un seul genre *Illicium*, présent en Floride (1-2 espèces), répandu en Chine, au Japon et en Indo-malaisie avec 18 espèces.

Schizandracées. Petite famille dérivée des Magnoliacées à 2 genres et 47 espèces asiatiques et indo-malaises. Le genre *Schizandra* a une espèce américaine (Floride et Sud-Est des U.S.A.). Absente en Afrique.

Magnoliacées. Famille de 12 genres et plus de 100 espèces caractérisant plutôt les régions tempérées de l'hémisphère nord, mais également répandu dans les régions tropicales indo-malaises. Trois genres sont communs à l'Amérique et à l'Indo-malaisie; *Magnolia*, *Talauma*, *Liriodendron*. Disjonction africaine totale.

Elæocarpaceés. Cette petite famille proche des Tiliacées comprend l'important genre *Sloanea* dont les 50 espèces sont distribuées entre l'Amérique tropicale, l'Indo-malaisie et l'Australie, sans aucune espèce africaine. Madagascar en revanche est comprise dans l'aire du genre *Elæocarpus*, étendue de l'Asie du Sud-Est à la Nouvelle-Calédonie et à l'Australie.

Monimiacées. Famille principalement de l'hémisphère sud; sur 32 genres et 350 espèces, elle ne comprend en Afrique, de la Nigéria au Gabon, que 3 espèces d'un genre endémique *Glossocalyx* et, en Afrique orientale, 3 espèces d'un genre *Xymalos*. En revanche, de Madagascar on a décrit 5 genres, dont l'un *Tambourissa* (25 spp.) « détache » une espèce à Java.

Symplocacées. Famille à un seul genre, mais comptant de nombreuses espèces (env. 300), de l'Amérique tropicale et centrale, de l'Asie du Sud-Est, de Malaisie et d'Australie; elle est absente de l'Afrique.

Styracacées. Un seul genre africain à 2-3 espèces du Cameroun au Congo, pour 8 genres et 120 spp., en Amérique (Nord et Sud), en Europe (*S. benzoin*), surtout dans l'Asie du Sud-Est et en Malaisie. Le genre *Hua* de la forêt gabonaise avec 2 espèces est parfois réuni à cette famille.

Sabiacées. Famille surtout de l'Asie du Sud-Est, mais également de l'Amérique. Le genre *Meliosma* est découpé en quelque 60 espèces chinoises et indo-malaises, et environ 40 espèces américaines tropicales.

Actinidiacées. Famille américaine tropicale et de l'Est asiatique tempéré et subtropical.

Il est essentiel de remarquer que la plupart de ces familles disjointes appartiennent aux deux flores tempérées ou subtropicales du Nord et du Sud, ce qui se conçoit aisément lorsqu'il s'agit de familles de la flore tempérée subarctique, qui en Afrique ont très peu de contact avec la véritable flore tropicale, mais qui se comprend mal en ce qui concerne les familles plutôt australes puisque celles-ci dans les autres continents se mélangent avec la flore typiquement tropicale lorsque le contact physique est établi. Cependant les exceptions remarquables observées à propos de ces rares genres de Lauracées (*Beilschmiedia*) et Myrtacées (*Eugenia*) qui prolifèrent dans les forêts denses guinéo-congolaises prouvent que ces familles pourraient s'y développer, comme elles le font par exemple dans les forêts denses équatoriales américaines. Leur quasi-exclusion africaine des forêts denses tropicales est un fait curieux qui appelle une explication. Nous en proposerons plus loin.

DE L'ASSISE CONTINENTALE DES FAMILLES ET TRIBUS TROPICALES

Nous avons d'abord montré comment les familles des plantes ligneuses se groupaient en zones latitudinales, la plus riche floristiquement étant la bande intertropicale. D'un continent à l'autre nous retrouvons les mêmes principales familles qui constituent le fonds commun des flores tropicales de l'ancien et du nouveau monde. Cependant à propos de la curieuse disjonction africaine, effaçant ou presque du continent africain un certain nombre de groupes tropicaux et subtropicaux importants, déjà des aspects d'une différenciation floristique africaine sont apparus. Plus généralement l'étude de la flore du Monde tropical, fait ressortir fréquemment des caractères floristiques différentiels d'un continent à un autre, à l'échelle des plus grands groupes taxonomiques, familles, sous-familles, tribus de sorte qu'il apparaît qu'à l'échelle continentale la flore tropicale et subtropicale peut être caractérisée par la présence ou au contraire par l'absence de certains de ces grands groupes floristiques. Cette constatation se situe ainsi à l'inverse de celle que nous avons faite en remarquant à propos de la disjonction africaine que beaucoup de

familles et même de genres étaient communs au nouveau et à l'ancien monde. On comprend aisément qu'il en soit ainsi si l'on admet que chaque famille tropicale eut pour origine spatiale une part large ou au contraire étroite de la bande intertropicale puis aussi que la séparation géographique des continents fut dès la naissance de la flore, ou au cours de son évolution, la cause indirecte d'une spécialisation floristique à l'échelle continentale. Le résultat actuel est qu'il y a une flore tropicale du nouveau monde, une flore africaine, une flore de l'ancien monde laquelle peut être divisée en flore du Sud-Est asiatique, flore malaise, flore mélanésienne, flore australienne, etc. Cette étude chorologique d'ensemble est encore très difficile à faire aujourd'hui, nos connaissances phytogéographiques sur les flores tropicales étant encore très loin d'être complètes mais déjà, même avec les seules données acquises, il est permis de l'esquisser.

En résumé, il y a des unités pantropicales supérieures de flores tropicales aux plus hauts niveaux de la hiérarchie taxonomique, et parfois même souvent à celui des genres, mais aussi il y a une spécialisation « verticale » évidente correspondante aux continents. Il est même vraisemblable qu'avec les progrès de la classification, lorsque les familles seront définitivement divisées en tribus et sous-tribus, où les points de vue taxonomiques s'allieront aux points de vue phylétiques, c'est-à-dire à mesure que la classification des Angiospermes deviendra plus proche de la classification naturelle vers laquelle tous les efforts des taxonomistes doivent tendre, lorsque nous serons arrivés à ce stade naturel « final », les coupures hiérarchiques devenant plus rationnelles et aussi plus nombreuses, alors on s'apercevra probablement que les divisions floristiques deviendront mieux adaptées aux divisions géographiques, et aussi que l'emprise des flores est dans une large mesure véritablement continentale (géographique). La taxonomie et la chorologie pourront être de plus en plus et de mieux en mieux liées. En même temps nous nous apercevrons que vraisemblablement l'évolution actuelle se manifeste différemment dans le même groupe d'un continent à un autre, c'est-à-dire que les diversifications intercontinentales ont tendance à s'accroître, les divergences s'accroissant avec le temps dans l'espace¹.

Indiquons donc maintenant sur un tableau quelques grands caractères floristiques distinctifs de flores continentales, qui nous seront utiles pour la suite de notre exposé, faisant ressortir du point de vue géographique la richesse relative caractéristique et l'absence de certains groupes taxonomiques. Cette richesse est exprimée sommairement par 3 signes, le plus grand signifiant grande richesse; le moyen, richesse moyenne; le plus petit, représentation par 1 ou un très petit nombre d'espèces. Un tire signalé l'absence. Ce tableau d'un seul coup d'œil fait ressortir la

1. Chez les Sapotacées que nous avons particulièrement étudiées à l'échelle générale, l'évolution générale porte sur l'oligomérisation, la réduction des cycles de l'androécé, et la suppression des appendices de la corolle et des staminodes. Mais au surplus en Amérique, chez les Sidéroxylées, il y a une tendance vers la tétramérie, la diécie et la réduction du nombre des loges de l'ovaire, qui ne se manifestent pas dans la même tribu en Afrique, ou rarement.

	Amérique	Afrique	Afrique capenne	Madagascar	Asie S. E. et Malaisie	Mélanésie Australie Polynésie
BOMBACACEES						
Catostematées	*	-	-	-	-	-
Durionées	-	-	-	-	*	*
Gyranthérées	*	-	-	-	-	-
Matisées	*	-	-	-	-	-
BROMELIACEES	✱	*	-	-	-	-
CACTACEES	✱	*	-	-	-	-
CANELLACEES	*	*	-	*	-	-
DIPTEROCARPACEES	-	-	-	-	✱	*
Monotoïdées	-	*	-	*	-	-
EPACRIDACEES	-	-	-	-	*	✱
ERICACEES						
Arbutoïdées	*	-	-	-	*	-
Ericoïdées	-	*	✱	*	-	-
Rhododendroïdées	-	-	-	-	✱	*
Vaccinoïdées	✱	*	-	-	✱	-
HAMAMELIDACEES	*	*	-	*	*	*
HIRTELLACEES	*	*	-	-	-	-
HUMIRIACEES	✱	*	-	-	-	-
IRVINGIACEES	-	*	-	-	*	-
LAURACEES	✱	*	*	*	✱	*
LECYTHIDACEES						
Poetidiées	-	-	-	*	-	-
Napoléoniées	*	*	-	-	-	-
Lécythidées	✱	-	-	-	-	-
Planchoniées	-	*	-	-	*	-
LEGUMINEUSES						
Cessipinoïdées	✱	✱	*	*	*	*
MELIACEES						
Swietenées	*	*	-	-	-	-
MYRTACEES						
Leptospermoïdées	-	-	-	-	*	✱
Myrtoïdées	✱	*	-	*	*	*
PITTOSPORACEES	-	*	-	*	*	✱

	Amérique	Afrique	Afrique capienne	Madagascar	Asie S. E. et Malaisie	Mélanésie Australie Polynésie
PROTEACEES	*	*	*	*	*	*
ROSACEES (excl. Chrysobalanoldees)	*	*	*	*	*	*
SAPOTACEES (s. l.)	*	*	-	*	*	*
Madhucofées	-	-	-	-	*	*
Mimusopées	-	*	-	*	*	*
Pycnanthées	-	-	-	-	*	*
Sarcospermees	-	-	-	-	*	-
THEACEES	*	*	-	*	*	*
VOCHYSIACEES	*	*	-	-	-	-

diversité des compositions floristiques à l'échelle continentale. Il ne concerne qu'un petit nombre de familles. L'imperfection et l'insuffisance actuelles des divisions systématiques et chorologiques des autres familles ne permet pas actuellement de le compléter. Le tableau n'a donc qu'une valeur suggestive qui a cependant un intérêt heuristique pour le développement des recherches.

Une des marques les plus facilement visibles de l'individualisme continental des flores est l'existence de familles ou sous-familles endémiques. Nous en écrivons une liste non exhaustive ci-dessous, en soulignant les plus importantes quant au nombre des genres et espèces.

AMÉRIQUE : Aetoxiacées, Bixacées, *Broméliacées* (excl. 1 sp. Pitcarnia), Brunelliacées, *Caclacées* (excl. 1 sp. Rhipsalis), Caryocaracées, Chlorantacées, Crescentiées (Bignoniacées), Crossomatacées, Cyclantacées, Cyrillacées, Fouquieriacées, Garryacées, Gomortégacées, *Humiriacées* (excl. 1 sp. africaine), Julianacées, Koberliniacées, Lacistémacées, Lissocarpacees, Marcgraviacées, Matisiées (Bombacacées), Pelliciéracées, Picrodendracées, *Quiinacées*, Théophrastacées, Thurniacées, Trigoniacées, Tropaeolacées, *Vochysiacées* (excl. 2 spp. africaines).

AFRIQUE : Greyiacées, Heteropyxidacées, Hoplestigmatacées, Lepidobotryacées, Médusandracées, Mélianthacées, Monotéidées (Diptérocarpacees), Myrothamnacées, Octoknematacées, Oliniacées.

AFRIQUE CAPIENNE : Achariacées, Bruniacées, Geissolomatacées, Grubbiacées, Pénacées, Roridulacées.

MADAGASCAR : *Didiéracées*, Didymélacées, *Chlénacées*, Geosiridacées, Humbertiacées, Médusagynacées (Seychelles), Ropalocarpacees.

ASIE DU SUD-EST ET MALAISIE (s. l.) : Cercidiphyllacées, Cryptéro-

niacées, Duriées (Bombacacées) Euptéléacées, Lophopyxidacées, Tetraméristacées, Trochodendracées.

AUSTRALIE-POLYNÉSIE : Akaniacées, Amborellacées, Austroballeyacées, Balanopsidacées, Casuarinacées, Corynocarpacées, Degeneriacées, Eupomatiacées, Himantandracées, Myoporacées, Strasburgériacées, Trimeniacées.

Tous les éléments de ces groupes sont enrobés dans un fonds considérablement complexe de Rubiacées, Annonacées, Euphorbiacées, Sapindacées, Ebénacées, etc... dont la classification géotaxonomique est, répétons-le, incertaine ou n'est pas faite.

Si les comparaisons chorologiques étaient développées au niveau des genres, nous nous apercevriions que nombre de genres sont communs à plusieurs continents, ou même sont pantropicaux. Nous n'en donnerons pas une liste qui serait trop longue et cependant peu significative pour en tirer des conclusions, d'autant plus que les études taxonomiques plus approfondies montreraient probablement que certains genres ne sont pas parfaitement homogènes et que des coupures s'imposeraient rationnellement, lesquelles se révéleraient souvent être en rapport naturel avec les distributions géographiques. Au cours de ces dernières années plusieurs grands genres considérés comme appartenant à l'Amérique et à l'Afrique, ont dû être décomposés en genres spéciaux, américains ou africains, très proches sans doute, ayant certainement une lointaine souche commune, mais néanmoins distincts. Nous pensons, par exemple, chez les Légumineuses Césalpinoïdées, au *Macrobium*, scindé opportunément en *Macrobium* vrai américain, et *Gilbertiodendron* africain; ou encore *Guibourdia* africain détaché de *Copaifera* américain et africain; chez les Mimosées au *Piptadenia*, coupé en *Piptadenia* vrai américain et *Piptadeniastrum* africain¹. Chez les Sapotacées dont nous avons entrepris récemment une révision générale à l'échelle générique², j'ai été conduit à admettre le découpage du vieux genre linnéen *Chrysophyllum*, en *Chrysophyllum* vrai, genre américain monotypique et d'autres genres américains, *Cynodendron*, *Ecclinusa*, *Prieurella*, et africains, *Gambeya*, *Donetta*, *Zeyherella*, etc... Cet exemple des Sapotacées où nous avons séparé 125 genres nous a montré qu'il n'y avait dans la famille qu'un seul genre vraiment pantropical, *Manilkara*, dont dérivent par ailleurs dans les îles des Océans indien et pacifique d'autres genres : à Madagascar, *Labramia*, *Faucherea*; aux Seychelles, *Northia*; en Océanie, *Norhiopsis*.

Des comparaisons, même limitées, que nous avons pu faire il se dégage de l'analyse du fonds commun floristique tropical cette notion des divisions continentales de la flore tropicale, caractérisées par l'abondance

1. De plus en plus souvent, les divisions taxonomiques s'ajustent aux divisions continentales. FARRON vient de diviser (1967) le vieux genre *Ouratea*, américain et africain, en plusieurs genres : *Ouratea* strictement américain et des genres africains *Idertia*, *Rhabdophyllum*, *Campylospermum* (africain et asiatique).

2. AUBRÉVILLE A. — Sapotacées. Mém. Adansonia (1964).

relative ou l'absence de quelques grands groupes floristiques et la présence de groupes endémiques. Il existe ainsi une flore américaine, une flore africaine, une flore malgache, une flore indo-pacifique (Asie du Sud-Est et Malaisie), une flore australo-papoue (mélanesienne, et polynésienne). Par certains groupes la flore africaine est proche de la flore américaine, par d'autres la flore africaine est plutôt à rapprocher de la flore indo-pacifique. Les deux premières ont en commun, au premier examen sommaire, la grande abondance des Casalpinoïdées; la flore indo-pacifique est définie nettement par la flore des Diptérocarpacées¹. La flore australo-papoue se caractérise plutôt par les Myrtacées, Protéacées et Epacridacées.

Il existe cependant des genres, et même des espèces qui ont, selon les apparences, franchi les océans et se retrouvent d'un continent au voisin. Ces liaisons intercontinentales sont très intéressantes parce qu'elles suggèrent des explications sur les voies et les modes de dispersion vraisemblables, actuels ou d'âge ancien.

Plus particulièrement évocateurs sont les cas où une seule ou un très petit nombre d'espèces existantes sur un continent paraissent être géographiquement détachées du centre de concentration du genre qui se trouve sur un autre continent. Le problème est plus simple puisque le sens de la dispersion est évident.

LIAISONS INTERCONTINENTALES

I. CAS D'AIRES SATELLITES EXTRA-ATLANTIQUES, AMÉRIQUE-AFRIQUE. GENRES ET ESPÈCES DU LITTORAL ET DES RÉGIONS OCÉANIQUES.

Trois cas se présentent :

a) Celui d'espèces caractéristiques des flores du littoral atlantique, flore de mangrove surtout.

b) Genres ou familles ayant leur centre de concentration en Amérique et ayant de rares représentants sur la face occidentale de l'Afrique.

c) Cas opposé de genres africains occidentaux ayant quelques espèces en Amérique.

Les exemples sont relativement peu nombreux eu égard aux nombres floristiques en cause.

a) ESPÈCES DES RIVAGES ATLANTIQUES, MANGROVES ET PLAGES.

De part et d'autre de l'océan atlantique se trouvent les mêmes espèces bordières ou du moins des espèces très affines, soit dans les mangroves, soit dans les fourrés littoraux. Nous citerons d'abord les plus communes et les plus connues de la mangrove, les palétuviers du genre *Rhizophora* (*R. mangle*, *R. Harrisonii*, *R. racemosa*) et *Avicennia nitida*; des Combrétacées arbustives, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*; des Papilionacées arbrisseaux, *Sophora occidentalis*, *Dalbergia ecasta-*

1. A l'exclusion de la sous-famille africaine des Monotoïdées.

phyllum, *Drepanocarpus lunatus*. Dans les fourrés littoraux, *Chrysobalanus orbicularis* et *C. ellipticus* (Rosacées) correspondant au *C. icaco* américain, *Manilkara lacera* et *M. Welwitschii* (Sapotacées) correspondant au *M. sericea* du Brésil.

Sur les bords sableux ou marécageux de la mer et des lagunes, du Sénégal au Congo, et dans les régions côtières américaines depuis la Floride et les Antilles jusqu'au sud du Brésil, *Annona glabra* (= *A. palustris*).

Hernandia beninensis, arbre des îles de Fernando Po et de San Tomé, poussant non loin de la mer, dans les formations secondaires. Espèce endémique mais très voisine de *H. sonora* du littoral des Antilles.

Cependant toutes les espèces arbustives caractérisant par place les bords de mer ne traversent pas l'Océan atlantique. Sur les littoraux américains se trouvent par exemple, sans correspondants africains :

Guttifères, *Calophyllum brasiliense* var. *antillanum*;

Polygonacées, *Coccoloba uvifera*;

Papilionacées, *Pterocarpus officinalis*;

Simaroubacées, *Suriana maritima*. Sa distribution est étrange dans le monde : présent sur le littoral atlantique de la Floride au Brésil; absent sur le littoral atlantique africain, mais présent sur la côte orientale africaine, à Madagascar (côte orientale), sur les côtes asiatiques, puis absent des îles du Centre de l'Océan Pacifique et de la côte pacifique américaine.

Rappelons ici combien la mangrove atlantique d'une façon générale est pauvre en espèces, comparativement à la mangrove indienne.

b) GROUPES TYPIQUEMENT AMÉRICAINS REPRÉSENTÉS PAR DE RARES ÉLÉMENTS EN AFRIQUE OCCIDENTALE.

Sacoglottis gabonensis. La famille des Humiriacées est, à l'exclusion de l'espèce ci-contre, exclusivement américaine. Depuis la récente révision de J. CUATRECASAS elle compte 8 genres, 49 espèces et plusieurs sous-espèces et variétés. Le genre *Sacoglottis* comprend 8 espèces y compris l'espèce africaine *S. gabonensis*, laquelle est taxonomiquement proche de l'espèce type du genre, *S. amazonica*. Le genre est surtout amazonien et guyanais. Il fréquente les forêts denses humides. Un petit arbre *S. guianensis* habite cependant les campos cerrados amazoniens.

Une seule espèce se trouve dans les secteurs maritimes de la forêt guinéo-congolaise, signalée depuis la Sierra Leone jusqu'à l'Angola. C'est un arbre moyen ou grand, très remarquable par son gros tronc très tortueux, profondément et irrégulièrement cannelé. La frondaison est puissante, la cime est fortement branchue mais le couvert est léger. L'espèce est grégaire. En Côte d'Ivoire elle se présente souvent par bouquets ou même en véritables peuplements dans la forêt sur sol très humide, voire marécageux. C'est au Cameroun et surtout au Gabon qu'elle prend dans les secteurs maritimes sa plus vaste extension. Dans le bas Cameroun, associée au *Lophira alata*, elle constitue un type très particulier de forêt (Forêt à *Sacoglottis* et *Lophira* ou forêt à « Akouapo »

et « Azobé »). Au Gabon elle est associée à l'Okoumé (*Aukoumea Klaineana*) dans les plaines sableuses. Les arbres prennent alors de grandes dimensions, et on a donné quelquefois à la forêt à *Sacoglottis* le nom de « forêt cathédrale ». Cette espèce, comme l'Okoumé et comme l'Azobé au Cameroun, est capable d'envahir les espaces découverts. C'est une espèce typique de lumière. Cette répartition et ce mode de dispersion sont des arguments en faveur de l'hypothèse, que j'ai déjà proposée ailleurs, de l'extension relativement récente de la forêt à Ozouga et Okoumé du Gabon¹, et de l'origine probablement anthropique de la forêt à Ozouga et Azobé du bas Cameroun.

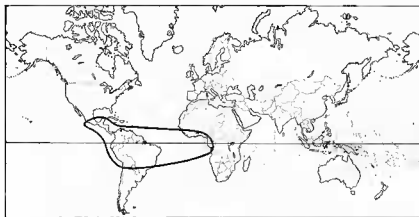


Fig. 1. — Aire des Humiriacées. Type d'une famille américaine ayant une espèce unique sur la face atlantique de l'Afrique occidentale.

Les fruits du *S. gabonensis* sont mangés par les éléphants qui propagent les graines dans les savanes de l'Ouest du Gabon et à l'intérieur du pays. Néanmoins l'aire géographique de l'espèce est très nettement atlantique. L'espèce, par exemple, n'existe pas dans la forêt de la cuvette congolaise.

Toutes ces conditions géographiques et écologiques se conjuguent pour reconnaître à l'unique *Sacoglottis* africain, si proche de l'espèce américaine *S. amazonica*, une origine transatlantique. Le fruit est une grosse drupe ellipsoïde de 3-4 cm de longueur dont l'endocarpe bosselé, très dur est creusé de cavités remplies d'une résine. Ces drupes flottent et se déposent sur les rives des cours d'eau. CUATRECASAS signale que des drupes de *S. amazonica* auraient atteint l'Angleterre portées par des courants marins traversant l'océan atlantique à partir des deltas

1. AUBRÉVILLE A. — Savenisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia sér.* 2, 2 (1), 1952.

de l'Orénoque et de l'Amazone. Il est vraisemblable qu'il en a été de même pour l'espèce du Gabon dérivée de *S. amazonica*, elle a trouvé dans les forêts humides et les savanes littorales de l'Ouest africain un terrain favorable à sa large expansion. C'est un cas peu douteux d'une propagation transocéanique par les courants marins d'un « noyau » très dur, résineux et flottable.

Swartzia. Ce genre de Légumineuses Cæsalpinioidées est typiquement américain. Il comprend environ 130 espèces d'arbres petits ou moyens, rarement très grands, des forêts denses humides, souvent ripicoles et plus rarement des campinas sur sable blanc amazoniens et des campos et forêts sèches type de ceux du fleuve Tapajoz. Ce genre est essentiellement amazonien et guyanais. Ducke a cité 54 espèces pour l'Hylæa.

Très curieusement 2 espèces sont africaines. L'une *S. fistuloides* est un arbre de taille moyenne de la forêt dense guinéo-congolaise, disséminé depuis la Côte d'Ivoire jusqu'au Congo, sans être jamais abondant. L'autre est un arbuste des savanes boisées et forêts claires africaines dont l'aire est considérablement étendue, puisqu'elle va de la Gambie à l'ouest, à la Tanzanie à l'est et, dans l'hémisphère austral du Mozambique, à la Rhodésie et au S. W. africain. En dépit de son nom de *S. madagascariensis* elle n'existe pas à Madagascar.

Ces deux *Swartzia* sont taxonomiquement très voisins et j'ai ailleurs considéré qu'il s'agissait d'espèces écophylétiques. Les fruits sont de longues gousses noires, indéhiscentes, à surface vernissée, cylindriques, un peu toruleuses, longues de 8-30 cm, mais parfois beaucoup plus longues; elles contiennent de nombreuses graines. S'il s'agit d'une migration transocéanique d'une espèce américaine, celle-là doit être très ancienne, si l'on considère l'aire géographique considérable presque pan-africaine de *S. madagascariensis*.

Il est à noter que la tribu des Swartzieés est exclusivement américaine (7 genres) et africaine (3 genres).

Erismadelphus. La famille des Vochysiaceés est typiquement tropicale américaine (env. 5 genres, 180 espèces) à l'exception d'un seul genre monospécifique africain, *Erismadelphus*. L'espèce, *E. ersul* a été décrite avec 2 variétés var. *ersul* et var. *platyphyllus*. Son aire s'étend du sud de la Nigéria, au bas Cameroun, au Gabon et au Congo, comprise à l'intérieur de celle de la forêt humide guinéo-congolaise. L'espèce fait partie de la flore ripicole, mais on la rencontre aussi dans la forêt de terre ferme, même en altitude (Bélinga, au Gabon). Son aire s'étend au Congo (Eala) et aux galeries forestières des plateaux batékés (Ft Rousset). Cet arbre peut devenir très grand. Les fruits sont ailés, ce qui peut expliquer la large distribution de l'espèce dans la zone équatoriale proprement dite. Mais elle ne s'est pas répandue en Afrique occidentale, ni en Afrique orientale.

Andira inermis. Le genre *Andira* est américain avec une trentaine d'espèces d'arbres petits ou moyens, rarement grands, répandus dans toute l'Amérique tropicale. L'espèce *A. inermis* existe dans les Antilles notamment Cuba, en Amérique centrale (Honduras, Guatemala, Costa Rica), au Venezuela (bosquets des Llanos), en Guyane et dans une grande partie du Brésil (8 espèces d'*Andira* en Amazonie). On la trouve aussi bien dans la varzea que dans la forêt de terre ferme ou dans des savanes. Les autres espèces d'*Andira* ont des habitats variés, forêt dense humide, forêt marécageuse, forêt ripicole, campos, etc.

Le seul *Andira inermis* se retrouve en Afrique, jamais dans la forêt guinéo-congolaise, mais dans les régions semi-arides soudanaises, sous forme d'un petit arbre trapu. C'est ainsi qu'il est signalé en Casamance, au Mali, dans le nord de la Côte d'Ivoire, et plus à l'intérieur même de l'Afrique occidentale (Province du Gourma au Niger, Sokoto en N. Nigéria du Nord, Cameroun, Oubangui-Chari et Soudan), c'est-à-dire dans la région soudanaise des steppes et savanes boisées, de préférence au bord des marigots. Son isolement taxonomique en Afrique, sa dissémination habituelle, sa médiocre régénération naturelle donnent l'impression que cette espèce n'appartient pas véritablement à la flore soudanaise, mais cependant, en supposant qu'elle se soit échappée du herceau américain, sa profonde pénétration à l'intérieur de l'Afrique d'Ouest en Est en dépit d'un fruit lourd indéhiscent n'est guère explicable par des transports passifs transatlantiques.

Annona. Genre américain tropical comptant environ 110 espèces depuis la Floride, le Mexique et les Antilles jusqu'au sud du Brésil et Paraguay. Plusieurs sont cultivées et parfois subspontanées. Ce sont des arbustes ou des petits arbres, des forêts basses, fourrés, campos cerrados, parfois ripicoles. L'aire du genre a un prolongement africain. En dehors de l'*A. glabra*, espèce commune aux rivages atlantiques des deux continents, citée plus haut, la flore des savanes, savanes boisées et forêts claires de toute l'Afrique tropicale, comprend plusieurs types vicariants dont la séparation taxonomique est souvent incertaine : *A. senegalensis* et sa sous-espèce¹, *A. glauca*, celui-là taxonomiquement bien défini, limité aux régions côtières de l'Afrique occidentale, *A. stenophylla* et ses variétés.

Ghesbrière et Robyns dans leur essai de révision des espèces africaines d'*Annona*, admettaient 10 espèces et 9 variétés. Le genre n'atteint pas spontanément Madagascar.

Les nombreuses graines des fruits charnus sont propagées par les animaux. Espèces souvent à tendance envahissante.

Symmeria paniculata. Cette polygonacée, unique espèce du genre *Symmeria*, est un arbuste ou petit arbre très caractéristique des berges des rivières et de la varzea, connu en Guyane britannique, au Venezuela

1. A. LE THOMAS. — Mise au point sur deux *Annona* africains. *Adansonia*, sér. 2, 9 (1) 1969.

(Cassiquiare), en Amazonie (Santarem, Iquitos au Pérou). Il est surprenant de la retrouver dans une aire très limitée en Afrique occidentale, de la Gambie à la Sierra Leone, au bord des cours d'eau. ADAM a signalé sa présence dans des fourrés au bord de la Gambie où elle voisine avec d'autres espèces elles aussi communes aux 2 continents, comme *Christiana africana*, *Ceiba pentandra* ou espèces très voisines, de l'un à l'autre, comme *Pterocarpus santalinoides* africain proche ou identique à *Pterocarpus amazonicus*.

L'habitat ripicole, l'aire africaine étroitement limitée à un secteur côtier sont un cas où une origine relativement récente par transport transocéanique d'ouest en est semble plausible.

Christiana africana. Genre monospécifique de Tiliacées. Petit arbre des galeries forestières et des rives des cours d'eau dans la zone des forêts denses semi-décidues de l'Afrique occidentale, très répandu mais très peu abondant. Il est signalé depuis le Sénégal, la Casamance et la Gambie jusqu'au Chari, au Soudan, en Angola et jusqu'aux Comores et Madagascar.

L'espèce est également américaine et ripicole : Honduras, Guyane anglaise, N.-E. du Brésil (Ceara), Rio Branco, Maranhao, Pernambuco, Matto Grosso.

Ce cas peut être interprété comme celui du *Symmeria paniculata*, bien que son aire couvre presque toute l'Afrique.

Pterocarpus santalinoides. Le genre pantropical de Papilionacées, *Pterocarpus*, compte environ 550 espèces. En Afrique des espèces sont répandues dans la forêt guinéo-congolaise et, plus nombreuses encore dans les savanes boisées et forêts claires de la région soudano-zambézienne. L'une d'elles, un petit arbre, est exclusivement ripicole, dans les galeries forestières et aussi dans la traversée des forêts denses. L'espèce a été rapprochée d'une espèce amazonienne et guyanaise des varzea, *P. amazonicus*.

Heisteria. La souche de ce genre d'Olacacées est en Amérique tropicale où se diversifient une quarantaine d'espèces d'arbustes et de petits arbres, depuis le sud du Mexique jusqu'au Pérou et l'Amazonie, contre seulement 2-3 espèces d'arbustes dans la forêt guinéo-congolaise.

Byttneria catalpifolia. Cette espèce du genre pantropical *Byttneria* proche de *Theobroma*, de la famille des Sterculiacées, compte une sous-espèce africaine des formations secondaires, du Ghana à l'Ouganda et à l'Angola. La sous-espèce *catalpifolia* est américaine. Le genre bien que pantropical est surtout américain (plus de 80 espèces sur un total d'environ 130 espèces dont 5 africaines seulement). En outre *B. guineensis*, arbuste sarmenteux épineux découvert en Sierra Leone serait proche de *B. filipes* du Brésil et du Paraguay.

Rapatéacées. Cette famille de plantes de marais (10 genres, 25 espèces) a son aire principale en Amérique tropicale, et une aire secondaire sur la façade atlantique de l'Afrique avec 2 genres, chacun à une espèce, *Maschalocephalus* (Sierra Leone, Libéria, Côte d'Ivoire), *Aparlea* (Gabon).

Mayacacées. Famille de Monocotylédones à un seul genre américain *Mayaca*, de plantes de marais ou aquatiques (Amérique du sud, Floride, Antilles, Amérique centrale); elle a un représentant unique en Afrique, *M. Baumii*, dans le sud-ouest africain.

Mapania. Cypéracées de forêt dense humide, américaines et surtout africaines. Une espèce, *Mapania purpuriceps*, est commune au Gabon et à la Guyane.

Vismia. Genre américain de petits arbres, arbustes et lianes de la famille des Hypéricacées, comptant 27 espèces américaines et 7 espèces dont 5 dans la région guinéo-congolaise et 2 dans les formations forestières côtières de l'Afrique orientale (Kenya, Tanzanie). En Afrique occidentale, surtout espèces des formations secondaires et lisières de forêt.

Chez les Monocotylédones nous citerons encore 2 exemples remarquables, témoins de liaisons très anciennes avec l'Afrique des flores xérophiles néo-tropicales.

Velloziacées. Petite famille sud-américaine de xérophytes (200 espèces) à 2 genres, *Barbacenia* (Brésil central aride) et *Vellozia* (Brésil méridional, Est Bolivie). Une espèce de *Vellozia* a une aire africaine considérable s'étendant sur l'Afrique australe, l'Afrique orientale, Madagascar, la Somalie et la côte sud de l'Arabie, *V. schnitzleinia*. Une variété *occidentalis* a été décrite du centre de la Nigéria.

Broméliacées. Cette famille tropicale d'épiphytes est exclusivement américaine à l'exception d'une unique espèce trouvée en Guinée (ex française) du genre *Pitcairnia*, *P. feliciana*.

c) LA SITUATION INVERSE DE GENRES AYANT LEUR CENTRE DE GRAVITÉ MANIFESTEMENT SUR LE CONTINENT AFRICAIN ET D'OU PARAISSENT S'ÉCHAPPER QUELQUES ESPÈCES AMÉRICAINES EST PLUS RARE.

Dialium. (Cassiées). La plupart des espèces de *Dialium* sont africaines (30) et, environ 5 indo-malaises. Ce sont de grands arbres ou moyens des forêts denses humides en Afrique. Une seule espèce, *D. guianense*, est américaine. On la trouve, parfois abondante, dans les forêts denses humides, mais aussi au bord des rivières, en Amérique centrale, dans les Guyanes et au Brésil, parfois même en peuplements dans les forêts des plaines côtières de Vera Cruz au Mexique.

Symphonia. (Guttifères). Le *Symphonia globulifera* est un grand arbre caractéristique des forêts marécageuses où il se groupe parfois en peuplements purs, en Afrique et en Amérique (Guyanes, Amérique centrale, Vénézuëla). Madagascar est un centre d'endémisme très remarquable du genre avec 16 espèces.

Mammea (Guttifères). La même extraordinaire distribution s'observe avec le genre *Mammea* (= *Ochrocarpus*). Il y a une concentration d'espèces à Madagascar (21), avec une aire s'étendant à l'Asie (7), à l'Indonésie (13), l'Océanie (8), mais à l'ouest il n'y a plus qu'une seule espèce de grand arbre dans la forêt dense humide guinéo-congolaise, *M. africana* et une unique espèce sœur américaine, *M. americana*.

Gambeya. Ce genre africain est représenté dans la flore amazonienne par l'unique espèce *G. excelsa*.

II. CAS D'ESPÈCES AFRICAINES OCCIDENTALES ISOLÉES APPARTENANT A DES GROUPES INDO-MALAIS OU OcéANIENS.

Nous avons déjà à propos de la disjonction africaine cité le cas d'espèces reliques de Théacées isolées dans la forêt dense africaine. Ajoutons à celui-ci des cas de disjonctions nettement plus extraordinaires puisqu'ils concernent des espèces de grands arbres isolées dans la forêt guinéo-congolaise, appartenant à des genres malais dont ils sont donc séparés par des distances considérables, depuis la côte guinéenne de l'Afrique jusqu'en Malaisie, par le continent africain, l'océan indien et les déserts intermédiaires, sans aucun relais signalé, pas même en Afrique orientale.

Sindora Klaineana (Cæsalpinioidées). Le genre est indo-malais (18 spp), répandu en Malaisie et dans le sud-est asiatique. Il existe une unique espèce africaine, arbre exclusivement de la région côtière du Gabon, surtout dans l'arrière mangrove.

Ctenolophon Englerianus. Arbre des forêts marécageuses du Gabon. Le genre avec 3 espèces est malais. Famille des Ctenolophonacées proche des Linacées.

Tarrietia utilis et **T. densiflora** (Sterculiacées). Le genre *Tarrietia* malais et australien compte plus de 10 espèces. Les 2 espèces de la forêt guinéo-congolaise sont très localisées, la première en Afrique occidentale, la seconde au Gabon.

Mansonia altissima, **M. diatomanthera**, **M. numphæifolia** (Sterculiacées). Trois espèces de grands arbres de la forêt occidentale africaine. Les 2 autres espèces connues sont indiennes, de la Birmanie et de l'Assam (*M. Gagei*, *M. dipikæ*).

Pterygota (Sterculiacées). Genre asiatique et océanien, compte 2-3 espèces dans la forêt guinéo-congolaise.

Hildegardia (Sterculiacées). Genre indo-malais. Une seule espèce *H. Barleri* en Afrique occidentale, mais également 2 autres à Madagascar.

Alors que les cas de disjonction analogues signalés de part et d'autre de l'Océan atlantique pourraient s'expliquer par des transports passifs océaniques d'un continent à l'autre, de semblables explications pour ces espèces africaines occidentales séparées des centres malais de grande



Fig. 2. — Aire des Ctenolophonacées. Type d'une famille indo-malaise ayant une espèce sur la côte occidentale africaine.

densité spécifique par un continent, des déserts et un océan sont inimaginables. Il faut donc admettre que les aires de ces espèces aient été rattachées autrefois aux aires malaises d'origine, c'est-à-dire supposer des bouleversements intervenus dans la répartition des flores et des formations végétales tropicales, d'abord pour rapprocher ce qui aujourd'hui est séparé, puis pour disloquer et aboutir à la situation présente.

Le cas d'une Méliacée *Melia dubia*, est un peu différent. Le genre *Melia* compte une douzaine d'espèces indo-malaises et une unique espèce africaine. Celle-ci est un arbuste des savanes et galeries forestières de l'Afrique orientale (Kenya) qui traverse l'Afrique centrale et atteint les lisières de forêts secondaires du nord de l'Angola et du Gabon (Mayumbé). Ce cas diffère de ceux des précédentes espèces, parce que l'aire africaine est continue de l'Océan indien à l'Océan atlantique et qu'il concerne une espèce caractéristique des formations sèches ou secondaires, laquelle ne fait pas partie de la flore dense humide guinéo-congolaise.

Un sous-arbrisseau de la même famille des Méliacées pose un cas analogue, *Naregamia africana*, des formations steppiques du littoral

angolais, est très proche d'une espèce *N. alata* de l'Afrique orientale et de l'Inde.

L'espèce **Canarium Schweinfurthii** (Burséracées) est bien représentative de ces liaisons très excentriques avec la flore malayo-papoue. Cette espèce, la seule du genre, arbre commun de toute la forêt guinéo-congolaise, essentiellement des formations secondaires, n'appartenant pas à la véritable flore autochtone africaine humide, se rattache à la Malaisie par une espèce vicariante à Madagascar et en Afrique orientale, une dans l'île Maurice, une dans l'Inde, le centre de concentration se trouvant à Sumatra (15 ssp), Bornéo (21 spp), en Nouvelle-Guinée (21 spp), Moluques (10), Célèbes (10), Australie (3), c'est-à-dire 1-2 espèces africaines pour 75 malaises et mélanésiennes.

Parmi les **Sophorées** les liaisons afro-asiatico-malaises sont relativement nombreuses :

Des relations entre l'Afrique occidentale et la lointaine Malaisie ont été signalées, mais avec des relais en Afrique orientale et en Afrique centrale. Ainsi un grand arbre des forêts décidues guinéo-congolaises (de la Côte d'Ivoire au centre du Congo) *Pericopsis elata*, a une espèce vicariante (écophylétique), petit arbre des savanes guinéennes, *P. laxiflora*, lequel a une espèce homologue dans les savanes zambéziennes, *P. angolensis*, puis en Tanzanie, *P. Schliebenii*. L'Océan indien plus à l'est forme barrage jusqu'à l'espèce indo-malaise et micronésienne *P. Mooniana*.

Une chaîne d'espèce d'arbustes lianes du genre *Bowringia*, relie *B. Mildbraedii* du sud de la Nigéria, au Congo et Angola, à *B. sp.* de Madagascar et à une espèce du sud de la Chine et de Bornéo.

A. Dalhousiea africana, arbuste sarmenteux du Cameroun et du Gabon correspond une espèce de l'Assam (N.-E. Inde) et du Pakistan oriental.

BRUMMITT vient de décrire un genre nouveau de Sophorée, découpé du genre *Baphia*, comprenant 2 espèces de lianes : *Airyantha Schweinfurthii* de l'Afrique centrale et occidentale, et *A. borneensis* de Bornéo et des Philippines.

Rappelons l'exceptionnelle diffusion du genre *Sophora*, arbuste des fourrés des bords de mer.

III. CAS DES LIAISONS, MADAGASCAR-ASIE, OCÉANIE.

La flore malgache en majeure partie est d'affinités africaines. A cet égard Madagascar est une grande île détachée du continent africain voisin. Il est intéressant pour juger des possibilités de transmission des flores à travers les océans de savoir que l'île a reçu un certain nombre d'espèces, en provenance évidente de genres malais, ou indiens, ou australiens. Ces espèces se tiennent habituellement dans les forêts littorales de l'île mais aussi parfois à l'intérieur du pays. Donnons quelques exemples, certains extraordinaires en raison des distances considérables qui séparent Madagascar des aires de concentration des genres.

Rhamnacées. *Colubrina*: 5 spp Madagascar, Afrique orientale; 18 Amérique, Nouvelle-Calédonie, Océanie, Australie, Malaisie, Inde.

Ixonanthacées. *Allantospermum*: 2 sp. : 1 Madagascar, 1 Bornéo.

Anacardiacées. *Gluta*: 1 sp. Madagascar; Inde, Péninsule malaise Indochine.

Rutacées. *Chloroxylon*: 1 sp Madagascar; 1 Inde.

Evodia: 11 spp Madagascar; 4 Australie.

Vepris: sur 51 spp., 23 à Madagascar; 1 à Ceylan; les autres en Afrique orientale et Afrique du sud.

Toddalia: Madagascar et Indonésie.

Simaroubacées. *Samandera*: Madagascar 1 sp.; 10 autres en Asie du S.-E. et Australie.

Icacinacées. *Apodytes*: Madagascar 2 spp.; 10 autres en Afrique orientale et Af. du Sud, Ceylan, Malaisie, Australie.

Ulmacées. *Aphananthe*: Madagascar 1 sp.; 1 en Amérique centrale; 1 indo-austral-malais; 1 sino-japonaise.

Dilléniacées. *Wormia*: Madagascar 1 sp.; 20 en Mélanésie, Malaisie et Inde.

Hibbertia: Madagascar 1 sp.; 90 en Australie; 18 en Nouvelle-Calédonie.

Nepenthes. Nous rappelons ici le cas de ce genre très original de 67 espèces, malaises principalement, qui a une seule espèce à Madagascar, une autre aux Seychelles, et une à Ceylan.

Trichopodacées. Plantes herbacées à court rhizome, dans une aire indienne couvrant Madagascar, le sud de la péninsule indienne, Ceylan et la péninsule malaise.

Flacourtiacée. *Erythrospermum*: Madagascar 2 spp.; Asie et Océanie.

Moracées. *Bleekrodea*: Madagascar 1 sp.; Bornéo 1.

Arthropodium: Madagascar 1 sp.; Australie, Nouvelle-Zélande 1.

Si remarquables que soient ces cas, ils ne constituent tous ensemble qu'une part infime de la flore malgache, qui est une flore africaine ayant évolué sur place.

IV. RELIQUES DE VARIATIONS MÉSOGÉENNES

Il y a des cas, plus extraordinaires encore que ceux que nous venons de citer, de liaisons Madagascar-Antilles-Amérique sans traces de relais ou au contraire avec des jalons encore placés sur le parcours mésogéen présumé. On sait que la Téthys ou la Mésogée fut une mer secondaire et tertiaire ou une succession de bassins, qui avant les soulèvements alpins, réunissait l'Atlantique réduit à une mer caraïbe à l'emplacement approximatif de la Méditerranée actuelle et se prolongeait jusqu'à l'Inde, puis par d'autres branches, notamment une en direction de Madagascar. Cette mésogée fut alors une voie de communication pour les flores, surtout si à ces époques les conditions climatiques y étaient favorables à la végétation tropicale, comme on l'admet généralement. Voyons ces cas :

Manilkarées. Présence de deux formes les plus primitives de Manilkarées, les seules existant dans la flore actuelle des Sapolacées, l'une *Muriceanthe*, aux Antilles, l'autre *Murica* en Afrique orientale; genres monospécifiques par ailleurs très voisins.

Sidéroxylées. Succession de plusieurs genres apparentés de *Sideroxylon* sur l'axe possible de la mésogée : *Maslichodendron* (Amérique centrale, Antilles), *Sideroxylon* (Canaries, Iles du Cap Vert), *Argania* (sud marocain), *Spiniluma* (Éthiopie), *Monothea* (Afghanistan), *Sideroxylon* (Afrique orientale et Madagascar), *Sinosideroxylon* (sud Chine). Toutes les Sidéroxylées forment ainsi une chaîne mésogéenne; en dehors de laquelle elles n'existent pas (absentes notamment de l'Afrique occidentale et centrale). Si on devait en juger par le nombre actuel des espèces, le centre de dispersion des *Sideroxylon* devrait être placé dans le secteur géographique des îles de l'Océan indien, Madagascar-Mascareignes-Seychelles.

Scrofulariacées. Aire disjointe mésogéenne du genre *Campylanthus*: Macaronésie-Somalie-Arabie-NW Inde.

Tiliacées. Le genre *Carpodiptera* présent en Afrique orientale et à Madagascar, existe aussi à Cuba d'où est originaire l'espèce type. *C. cubensis* Griseb. La voie mésogéenne est concevable.

Comme reliques de la voie mésogéenne citons encore quelques fougères :

Adiantum reniforme: Macaronésie, Madagascar, Réunion.

Actiniopteris australis: Iles du Cap Vert, Afrique du S.-E., Madagascar, Arabie, Inde.

LA MANGROVE INDO-PACIFIQUE

Elle occupe tous les rivages vaseux de l'Océan indien et de l'Océan pacifique occidental, africain, asiatique et océanien. Il est bien connu que floristiquement elle est beaucoup plus riche en genres et espèces que la mangrove de l'Océan atlantique. On lui attribue : Rhizophoracées : 3 *Rhizophora*, 5 *Bruguiera*, 3 *Ceriops*, 1 *Kandelia*; Sonneratiacées : 4 *Sonneratia*; Combrétacées : 2 *Lumnitzera*; Lécythidacées : 1 *Barring-*

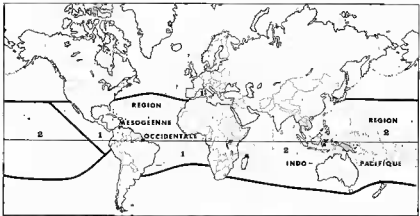


FIG. 3. — Régions tropicales de la distribution des mollusques montrant la limite au delà des côtes pacifiques de l'Amérique, de la Région mésogéenne occidentale (atlantique). D'après « National Geographic ».

tonia; Myrsinacées : 2 *Aegiceras*; Guttifères : 1 *Calophyllum*; Verbénacées : 3 *Avicennia*; Simaroubacées : 1 *Samadera*; Euphorbiacées : 1 *Excoecaria*; Sterculiacées : 3 *Heritiera*; Méliacées : 2 *Xylocarpus*, 1 *Amoora*; Légumineuses : 1 *Crudia*; Rubiacées : 1 *Scyphiphora*; Malvacées : 1 *Hibiscus*; Acanthacées : 1 *Acanthus*; Palmiers : 1 *Nipa* et 1 *Phoenix*. A ces espèces il faudrait aussi ajouter, pour compléter la liste de ces espèces du bord des eaux, celles de la flore des plages, dunes et rocailles, appartenant aux genres : *Thespesia*, *Sophora*, *Sindora*, *Pongamia*, *Intsia*, *Acacia*, *Coccoloba*, *Suviana*, *Maba*, *Dodonaea*, *Hernandia*, *Tournefortia*, *Pemphis*, *Casuarina*, *Terminalia*, *Pisonia*, *Manilkara*. Dans les formations marécageuses littorales, autres que la mangrove, on trouverait encore de nombreux *Barringtonia*, des *Melaleuca*, *Calophyllum*, *Xylocarpus* et *Pandanus*.

Toute cette flore de mangrove ne s'étend pas dans le Pacifique central et oriental. Elle ne dépasse pas la ligne d'andésite qui limite les formations basaltiques du Pacifique à l'est. En particulier il est remar-

quable d'observer qu'elle n'atteint pas les rivages américains du Pacifique. Sur les côtes pacifiques américaines on retrouve des *Rhizophora* de la flore atlantique et un curieux genre endémique monospécifique *Pelluciera*, du Costa Rica à la Colombie, à racines à échasses dont on a fait le type d'une petite famille, les Pellucieracées proche des Théacées (*P. rhizophoræ*). Il est très important de constater en vue de l'étude de la dynamique des flores océaniques et américaines que des espèces de mangrove à dispersion océanique n'aient pas réussi à traverser l'Océan Pacifique et à se fixer sur les rivages américains.

Cette constatation est à rapprocher de celle mise en lumière à propos de la répartition des poissons du Pacifique. Il existerait à ce point de vue une province indo-ouest pacifique et une province atlanto-est pacifique. Une barrière aurait toujours existé dans la partie orientale du Pacifique entre la faune des poissons de la côte pacifique américaine et celle du Pacifique occidental compris entre la côte orientale d'Afrique le Japon, l'Australie et Hawaï¹.

Cependant quelques espèces banales sont communes aux bords de mer atlantique et pacifique : *Hibiscus tiliaceus*, *Coccoloba uvifera*, *Suriana maritima*, *Maba buxifolia*, *Dodonæa viscosa*, *Pisonia aculeata*.

Cela n'est pas étonnant puisqu'à certaines époques la rupture de l'isthme de l'Amérique centrale a permis la communication entre la Méditerranée et le Pacifique.

DISJONCTIONS TRANSPACIFIQUES ET DISJONCTIONS AFRICANO-EUROPÉENNES

A propos de la disjonction africaine nous avons cité de nombreux groupes floristiques présents à la fois en Amérique et en Asie-Malaisie séparés par le hiatus africain. Trois conceptions sont possibles à leur sujet : ou bien ce sont des groupes initialement pantropicaux aujourd'hui dédoublés en deux groupes continentaux séparés à la suite de la disparition ancienne du chaînon africain; ou bien ce sont des groupes géminés transpacifiques sans aucun rapport avec l'Afrique, dont l'un est issu de l'autre par des transports passifs, ou ils résultent de migrations par le moyen des ponts transpacifiques; ou encore il s'agit de pseudo-disjonctions, dues à une conception très large des familles, mais qui n'ont plus de sens, par exemple, à l'échelle de sous-familles ayant des assises continentales distinctes.

De nombreux genres en effet sont communs à l'Asie-Océanie d'une part et à l'Amérique d'autre part. Leurs aires se font face, à l'ouest et à l'est, séparées par l'immensité de l'Océan Pacifique. Le contact a-t-il existé autrefois le long de ponts transpacifiques? Ou bien des transports passifs ont-ils permis à un genre initialement américain ou asiatique ou océanien, de coloniser la façade opposée à celle qu'il occupait primi-

1. Il en est de même pour la distribution des mollusques. (Fig. 3).

tivement. Des transports passifs, par les oiseaux grands voiliers ou les courants marins sont vraisemblables et même certains pour expliquer au moins en partie le peuplement végétal des îles. Toute une littérature existe déjà sur ce sujet. On a montré aussi la possibilité de la formation ancienne d'immenses ponts intercontinentaux transpacifiques¹, disparus sans laisser de traces. Il est certain que nous voyons aujourd'hui sur nos cartes de tels ponts ou chapelets d'îles, comme celui de l'Amérique centrale, les chapelets des Antilles et la guirlande des Mascareignes. La guirlande des îles de la Sonde n'est que le rebord du plateau continental indonésien. Nous sommes très loin de l'image de ponts de longueur démesurée transocéaniques, et surtout de ponts transpacifiques.

Nous croyons que la plupart des grands groupes taxonomiques communs à l'Amérique, à l'Asie et l'Océanie firent partie autrefois d'aires continues pantropicales, mais que pour des raisons dont la discussion ne peut être qu'à base très hypothétique, le chaînon africain est venu à manquer.

La liaison africaine existe parfois aujourd'hui, très ténue, chez certains genres. Par exemple nous pensons que les deux genres de la famille des Guttifères *Symphonia* et *Mammea* sont d'origine malgache, parce qu'ils forment une concentration exceptionnelle d'espèces à Madagascar, de 16 et de 21 espèces respectivement. Or il n'existe qu'une espèce, très largement répandue de chacun de ces genres en Afrique tropicale, *Symphonia globulifera* et *Mammea africana*; la première se retrouve en Amérique toujours très commune, et la seconde donne suite à une espèce vicariante, *Mammea americana*. Toutes deux ont des fruits lourds, qui ne peuvent être propagés qu'à courte distance par des animaux.

La disjonction africaine n'a pas toujours existé. La preuve indubitable que l'on pourrait alléguer à l'appui de cette affirmation serait d'ordre paléontologique. Des fossiles africains permettraient d'établir la liaison interrompue. Ils n'existent malheureusement pas. Mais nous pouvons faire des raisonnements par analogie en considérant la zone tempérée européenne où les recherches de fossiles ont prouvé d'une manière irréfutable à propos de certaines espèces la présence en Europe d'une aire ancienne indiquant la continuité entre leurs aires actuelles vivantes américaine et asiatique. Tels sont les cas bien connus de *Liriodendron tulipifera*, *Liquidambar orientalis*, des *Nyssa*, *Symplocos*, *Magnolia*, *Aesculus* (1 espèce encore vivante dans les Balkans), espèces disparues durant les glaciations quaternaires.

Certes les causes de disjonctions tropicales ne peuvent avoir la même explication que les disjonctions européennes du quaternaire, mais on conçoit comment peuvent se produire des disjonctions même considérables par effacement de certaines parties d'aires sous des causes plus ou moins mystérieuses.

Les aires américaines et asiatico-océaniques peuvent aussi pro-

1. VAN STEENIS. — The land-bridge theory in botany. *Blumea* 11 (2), 1962.

venir de deux phylums différents, le chaînon africain n'ayant jamais existé ou peu. Dans ce cas les disjonctions ne sont qu'apparentes.

La disjonction africaine des Myrtacées (80 genres) par exemple s'explique si on attache l'importance qu'il mérite au fait que cette famille se divise en deux sous-familles, l'une les Myrtoïdées essentiellement américaine, l'autre les Leptospermoidées concentrée en Australie, Mélanésie, Malaisie. Les Myrtacées archaïques dont elles dérivent occupaient deux aires distinctes, l'une dans l'hémisphère occidental, l'autre dans l'hémisphère oriental, c'est-à-dire que l'on peut concevoir que originellement l'Afrique fut un continent situé en dehors des aires principales des Myrtacées primitives. La disjonction africaine constatée aujourd'hui est un fait qui aurait donc son explication à l'aube même de la formation des Myrtacées.

Restent les cas particuliers des genres pantropicaux *Eugenia* (+ *Syzygium*), *Myrtus* et *Metrosideros*. *Metrosideros* mélanésien et polynésien, a un unique représentant dans les flores du Cap. Il existe aussi une espèce d'un genre affine *Tepualia* au Chili. Cette disjonction de rares espèces très loin du centre de concentration du genre rentre dans le cadre explicatif des liaisons australes gondwaniennes déjà signalé.

Le genre *Myrtus* est très dispersé, entre une espèce méditerranéenne (*M. communis*), le Sahara central (*M. Nivellii*), Madagascar et l'Amérique du Sud. Il faut le considérer comme le genre ayant les limites les plus orientales du groupe ancestral américain des Myrtoïdées, et ce cas rentre dans le cas général des genres effectivement disjoints de l'Afrique.

Le genre cosmopolite *Eugenia* (Myrtoïdée) avec ses 800 (— 1 400) espèces, abondant partout dans la zone tropicale, y compris l'Afrique, pose un cas d'exception problématique.

PRÉLUDES A L'HISTOIRE TERTIAIRE DES FLORES D'ANGIOSPERMES

Nous pensons avoir montré que les flores d'Angiospermes se distribuèrent en bandes latitudinales à travers les continents, leur séparation physique étant souvent renforcée par des obstacles géographiques, océans et déserts. Dans chacune de ces bandes il y a un fonds commun floristique, formé des mêmes familles, tribus et souvent genres, que l'on retrouve dans chaque continent. Son existence implique qu'il y ait eu à l'origine unité territoriale. Ensuite des évolutions se sont manifestées, variables d'un lieu à un autre, aboutissant à des divisions nouvelles en tribus et genres à l'intérieur d'une même famille. Des lignées évolutives diverses se sont tracées en rapport avec la distribution géographique des terres et des reliefs. Les flores se sont donc diversifiées d'un continent

1. Suite à leur histoire crétacée.

à un autre, mais il est resté un fonds commun à tous les continents. Les profondes ressemblances évidentes qui subsistent entre les flores américaines, africaines, asiatiques, océaniques, à des latitudes comparables sont à mon avis inexplicables si à l'origine on n'admet pas qu'elles furent réunies physiquement. Les migrations par transports passifs, d'un continent à un autre, qui se sont produites dans le cours des temps géologiques, sont peu importantes en regard de l'unité fondamentale d'origine qui est le fait essentiel. Les coupures continentales, les changements climatiques, ont pu favoriser la diversité taxonomique, mais initialement nous ne pouvons pas concevoir que dans chaque bande écologique, il n'y eut un mélange des mêmes unités taxonomiques supérieures primitives. D'une façon précise nous ne pouvons comprendre cette unité fondamentale floristique qu'à l'intérieur d'une même masse continentale, d'un unique continent primitif, sinon compact, du moins modérément découpé, c'est-à-dire que nous en revenons nécessairement au thème wégenérien. On ne peut y échapper. Cela ne signifie pas qu'un tel continent fût couvert d'une flore à la composition partout homogène dans chaque bande latitudinale. Déjà la diversité des familles existait de l'est à l'ouest, du nord au sud, résultant de conditions inimaginables régnant ici et diverses ailleurs, auxquelles se modelait l'évolution, familles déjà très développées ici, absentes plus loin. Mais lorsque, suivant la théorie de WEGENER, ce continent initial se fissa et que les continents écartelés, s'éloignèrent les uns des autres, chaque fragment libéré emportait avec lui un peu de la diversité des flores existantes. Celles-ci continuaient à évoluer cette fois alors indépendamment dans chaque continent, multipliant le nombre des genres apparentés de l'un à l'autre, tandis que d'autres genres pouvaient disparaître, et qu'ainsi la différenciation taxonomique ne pouvait nécessairement que s'accuser. Durant la période tertiaire se sont formés les empires floraux américains, africano-malgache, asiatico-malais, mélanéo-australien à l'intérieur de la bande proprement tropicale, tous différents soit d'origine et par le jeu de l'évolution, mais ayant conservé un fonds commun encore indélébile. Telle est notre conception de départ.

Si on peut donner encore dans quelques cas une certaine importance à des liaisons transocéaniques des flores continentales, comment pourrait-on envisager plus particulièrement une explication semblable dans le cas de la disjonction de la flore tempérée ou subtropicale australe sur lequel nous avons insisté, où des éléments nombreux d'une même flore spéciale se retrouvent à l'extrémité sud de tous les continents à des distances considérables les uns des autres, du Chili à l'Afrique capienne, à l'Australie. Ces terres australes excentriques furent réunies, et ces aires dispersées aujourd'hui, étaient rassemblées dans l'hémisphère austral du continent primitif.

Nous avons exposé le cas de ces espèces des forêts de l'Afrique occidentale appartenant à des genres indo-malais (p. 215), c'est-à-dire séparées des aires principales par tout le continent africain, par des déserts et par l'océan indien. Ces espèces « égarées » ont été évidemment en contact

autrefois avec les centres de dispersion des genres¹. La pensée ne peut échapper à cette nécessité d'une continuité géographique entre la flore humide africaine occidentale et la flore humide indo-malaise, à l'époque crétacée et tertiaire, liaison évidemment impossible actuellement.

Nous sommes donc ramenés à l'hypothèse de WEGENER, raisonnant en phytogéographe et biologiste, à cette construction de l'esprit si simple qu'on l'a qualifiée de simpliste, alors qu'elle est simplement géniale. Lorsqu'on examine une carte du monde, avec les continents divergeant à partir des régions polaires, se terminant en pointe aiguë en Amérique du Sud, en pointe émoussée en Afrique, et encore en chaînes de grandes îles malaises prolongeant le continent asiatique, quand ces terres ont des contours qui parfois s'adaptent comme les pièces d'un puzzle, sans avoir besoin de beaucoup forcer l'imagination, on ne peut qu'être tenté de concevoir ce que le premier fit WEGENER. Mais il fallait avoir l'audace de le faire. Nous savons quels arguments contraires ont fait valoir des géologues : non correspondance de certaines formations géologiques de part et d'autre des océans; absence constatée de tout déplacement relatif actuel des continents qui semblent donc fixés; mais tous les géologues ne sont pas d'accord², et pourquoi de l'absence de mouvement actuel devrait-on conclure à l'inexistence de déplacements dans le passé? Nous ne sommes pas qualifiés pour intervenir dans ces controverses de géophysique, mais seulement en tant que botaniste et biologiste. Nos arguments sur la nécessité d'un groupement primitif des flores sont en effet aussi valables que d'autres, et nos raisonnements ont le même poids que d'autres lorsqu'ils s'appuient sur des faits bien constatés. Personnellement nous avons essayé plusieurs hypothèses possibles qui puissent expliquer la répartition actuelle des flores, aucune ne nous a donné satisfaction, et nous avons été conduit, en dépit d'une résistance intérieure due à un préjugé défavorable né presque inconsciemment des multiples critiques adressées à l'hypothèse de WEGENER, à admettre une telle hypothèse comme la seule satisfaisante pour des phytogéographes.

Reconstruire le monde crétacé et tertiaire est évidemment une entreprise téméraire, bien qu'il soit très facile de jongler avec les continents et de les rassembler, d'abord par des considérations de configuration, et aussi par tendance naturelle à rapprocher les territoires aux flores affines. C'est pourquoi s'il ne convient pas d'attribuer une valeur objective trop grande à tous les essais de reconstitution, ce sont tout de même des cartes de ce genre qui furent vraiment celles de la figure du monde pré-tertiaire.

L'Amérique du Sud s'encastre tout naturellement dans les creux occidentaux du continent africain; l'Inde, la Malaisie, l'Australie se rapprochent de l'Afrique orientale et de l'Afrique du Sud, comblant plus

1. M^{me} VAN CAMPO a fait le rapprochement du pollen de *Sindora Klaineana* avec le pollen d'une espèce de la Sibirie occidentale, du Jurassique-Paléocène, *Loranthacites pilatus* (Grana Palynologica 4, 3, 1963). Peut-être pourrait-on voir dans l'espèce sibérienne le chaînon d'âge crétacé qui manque entre le Gabon et l'Asie du Sud-Est.

2. HEITZLER. — Sea-floor spreading. Scientific American. Déc. 1968.

ou moins l'actuel Océan indien, et formant un aggloméré probablement plus ou moins découpé, auquel on a donné le nom de continent de Gondwana.

Dans notre croquis des continents tertiaires nous avons maintenu proche de l'Afrique et de l'Indo-Malaisie, mais néanmoins bien séparé un continent austral, rassemblant le bloc australo-papou (Australie et Nouvelle-Guinée), la Nouvelle-Zélande, les îles mélanésiennes, le conti-

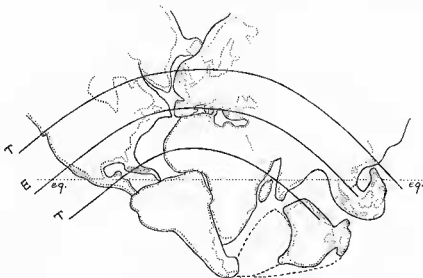


Fig. 4. — Un moment de la géographie de l'aube de l'ère tertiaire. Croquis d'assemblage possible de la partie tropicale et australe du monococontinent wégenérien, inspiré de WEGENER et de DU TOIT. Les lignes pointillées délimitent les actuels continents. Les lignes pleines les masses continentales vraies comprenant les plateformes continentales bordières. Les mers épicocontinetales ne sont pas figurées. E et T, équateur et tropiques tertiaires; eq. équateur actuel. Les emplacements du continent antarctique et des îles mélanésiennes sont entourés d'une ligne de traits.

nent antarctique aux limites imprécises et relié à la pointe de l'Amérique du Sud. Ainsi est dégagé l'assise territoriale d'une flore australe distincte bien qu'ayant beaucoup d'éléments communs avec les flores asiatique, sud-africaine et sud-américaine.

Alors les grandes bandes florales écoclimatiques peuvent se constituer sans discontinuités embarrassantes du nord au sud au travers de l'unique masse continentale wégenérienne, probablement coupée en trois : le continent lurasien et le continent gondwanien séparés par la mésogée ou Téthys, laquelle n'était pas un obstacle au contact entre flores territoriales, de l'importance des océans actuels, mais probablement plutôt, étant donnée son orientation grossièrement ouest-est de l'emplacement actuel des Antilles à l'Inde, une voie possible de contacts et de migrations; et enfin un continent antarctique.

Après l'éclatement de la croûte continentale initiale et dérive des continents nouvellement formés, les flores ont évolué d'une manière indépendante, et, tout en gardant les caractéristiques du fonds original, se sont individualisées donnant naissance aux flores continentales actuelles.

HYPOTHÈSE SUR LA POSITION ET LES DÉPLACEMENTS DE L'ÉQUATEUR TERTIAIRE

La position de l'équateur par rapport aux continents a varié au cours des temps géologiques, c'est notre seconde hypothèse fondamentale. Nous ne nous intéresserons qu'à l'équateur tertiaire auquel était lié la flore tropicale et même vraisemblablement les premières phases du développement explosif des Angiospermes modernes. On peut admettre en effet que l'activité de l'évolution de la flore a été maximum aux latitudes équatoriales qui bénéficient du maximum d'énergie solaire, là où les autres conditions de milieu étaient également propices (eau, humidité, absence de troubles climatiques). Avons-nous quelques indices ou arguments qui nous permettraient de placer avec quelque vraisemblance la position de l'équateur tertiaire. Les études sur la rémanence magnétique de certaines roches, sur la position des dépôts d'évaporites, sur la direction des dunes, c'est-à-dire des vents alizés, ont autorisé certains auteurs à tracer la position hypothétique de l'équateur depuis les temps les plus reculés¹.

WEGENER déjà avait dans son continent aggloméré dessiné la ligne de l'équateur tertiaire. Elle traversait le golfe du Mexique, puis l'Afrique du Nord, le nord de l'Égypte, l'Inde et la Malaisie. Cette position dans notre hémisphère nord nous paraît acceptable en vue de l'explication des faits de répartition des flores exposés plus haut.

Dans cette hypothèse, s'ajoutant à celle du continent unique, l'Europe, les États-Unis, l'Amérique centrale, l'Inde et la Malaisie qui étaient en communication largement ouverte auraient joui d'un climat tropical ou équatorial favorable au développement de ce qui est encore aujourd'hui le fonds commun pantropical des flores. Cette conséquence est en accord avec ce que nous savons ou croyons savoir des flores européennes au tertiaire d'après la paléontologie et la paléoclimatologie.

Des flores chaudes habitent alors une partie de l'Europe, ou curieusement d'ailleurs se mélangent des éléments tropicaux et des éléments apparemment tempérés, ce qui n'est nullement impossible puisque de nos jours il existe par exemple des « chênes » (*Pasania*) et des « châta-

1. OPDYKE, N. D. — The impact of paleomagnetism on paleoclimatic studies L.J.B.B. (1959).

OPDYKE, N. D. et RUNCORN, S. K. — Paleomagnetism and ancient wind directions. Endeavor (1959).

WEGENER, A. — Die Entstehung der Kontinente (1912).

WEGENER, A. — Die Entstehung der Kontinente and Ozeane (1915).

DU TOIT. — Our Wandering Continents (1937).

gniers » (*Castanopsis*) tropicaux. Certains paléontologistes ont signalé en France la présence de fossiles d'*Eucalyptus* et de Protéacées, types de la flore australe. Nous voudrions être plus assurés de la rigueur des déterminations combien délicates à faire quelquefois d'après des vestiges minimes. Dans des pollens de la flore de Londres on a déterminé également des types de Protéacées. Ce serait des indices d'un bouleversement ultérieur des flores, plus important et plus difficilement explicable encore que celui que nous admettons.

Si nous ne nous attachons pas à un fossile particulier, mais aux ensembles de ceux qui ont été identifiés, on peut retenir cette première conclusion de la présence incontestable de plantes tropicales dans le tertiaire européen. Une littérature fort importante existe sur ce sujet¹.

Cette hypothèse étant admise d'une ligne de l'équateur correspondant plus ou moins à la mésogée avant l'accentuation de la dislocation des continents, bien des faits de répartition des flores deviennent compréhensifs.

La ligne de l'équateur lentement s'est déplacée vers sa position actuelle, entraînant avec elle son cortège floristique tropical. Au nord les flores dérivées tempérées, chaudes et froides, se maintenaient et se développaient sous des climats devenus plus froids. Ici doit intervenir notre interprétation hypothétique de la disjonction africaine sur laquelle nous avons insisté. Sur le massif continent africain il est vraisemblable qu'une vaste zone plus ou moins désertique existait, correspondant toujours aux 30° latitude, au sud de la zone équatoriale. à hauteur du Sahara actuel, supposition fort plausible, car les causes de la formation de zones érémitiques à ces latitudes n'ont jamais cessé d'exister. Cette zone aride, sinon désertique, plus vaste qu'aujourd'hui en raison de la plus grande masse intérieure du continent wégenérien, a gêné le développement de la flore subtropicale et tempérée au sud. Cette flore ne s'est répandue librement que plus au sud, au delà du tropique du Capricorne, dans une bande joignant l'Amérique du Sud et ce qui est aujourd'hui l'Afrique centrale.

La permanence et l'expansion vers le cœur du continent d'un Sahara aride tertiaire prolongé à l'est d'un désert arabe, a finalement coupé à une certaine époque et d'une façon définitive, la flore tropicale africaine de la flore indo-malaise laquelle s'éloignait à l'est. Mais à l'ouest la flore tropicale africaine s'est maintenue plus ou moins en bordure de l'Océan atlantique tertiaire, sous l'influence d'une mousson, analogue à la mousson actuelle du Golfe de Guinée car comme il y eut toujours des alizés, il y eut toujours des moussons. Elle a alors entraîné avec elle

1. Présence de la flore tropicale crétacée dans le bassin de Londres et le delta du Nil (REID et CHANDLER 1933, CHANDLER 1954), au sud des U.S.A. (SEWARD, 1934).

Fossiles crétacés du Groenland (69-75°N) de Magnoliacées, Juglandacées, Fagacées.

Au Thanétien (Eocène) la flore du bassin de Paris comprenait 60 % d'espèces tropicales.

Au Spitzberg (77-80° N) à l'Eocène présence de platane, noyer, magnolia.

quelques éléments nettement malais qui finalement ont gagné les côtes actuelles du Gabon et la forêt de l'ouest africain plus généralement. C'est l'explication possible de la présence extraordinaire de ces éléments malais en Afrique occidentale alors qu'il n'existe pas le moindre relais à l'est avant l'Indo-Malaisie (p. 215).

La flore africaine plus typiquement tempérée ou subtropicale australe dans le mouvement d'ensemble est descendue vers le sud, abandonnant plus tard des séquelles ici ou là, surtout en montagne et c'est peut-être l'explication de ces reliques montagnardes, espèces identiques ou vicariantes du Cameroun et des hautes montagnes de l'Afrique orientale, aujourd'hui séparées par l'immense massif congolais de la flore équatoriale humide qui leur est écologiquement interdit.

Il faut, croyons-nous, concevoir cette flore australe au début du tertiaire comme une entité synchorologique et taxonomique, brassée par places avec la flore intertropicale, mais ailleurs et sur de grandes profondeurs en longitude et latitude isolée de cette dernière par les grands déserts tropicaux et subtropicaux. Ultérieurement elle a, de plus en plus, été rejetée vers l'extrémité des continents, comme ceux-ci se dégageaient de leur base commune septentrionale. En Afrique du Sud elle fut de plus en plus refoulée dans un domaine qui se restreignait territorialement, étant disputé vers ses limites nord par la progression de la flore tropicale humide le long des côtes occidentales, et au sud par l'extension des zones désertiques en rapport avec les changements de position du Tropique du Capricorne. Ainsi fut mis en place le dispositif actuel, où en Afrique la flore australe se réduit à une flore « capienne » à l'aire très diminuée, et à des séquelles abandonnées en Afrique centrale et à Madagascar.

Nous apporterons plus loin un correctif important à cette conception de la flore capienne venue du nord. Cette flore capienne pour nous eut deux origines très différentes, l'une africaine continentale (ex. Ericoïdées), et l'autre du sud, c'est-à-dire originellement du continent austral dont nous venons d'envisager l'existence au sud de l'Afrique (ex. Protéacées).

C'est en Afrique que les perturbations dans la stratigraphie florale furent toujours les plus importantes, parce que c'est vraisemblablement à la hauteur de ce continent que les déplacements de l'équateur furent les plus considérables. A l'opposé, en Asie du Sud-est et Malaisie, l'équateur tertiaire ne fut jamais très éloigné de l'équateur actuel, de sorte que la flore et la végétation subirent là moins de vicissitudes qu'en Afrique. Il en fut probablement de même en Amérique centrale et aux Antilles. A hauteur de la soudure Afrique-Asie au contraire la cassure entre la flore tropicale de l'Afrique du Nord et la flore tropicale indienne devait s'accuser et les déserts ou les steppes succéder partout ou presque aux formations tropicales fermées initiales de type humide ou sec.

Nous avons dans une étude antérieure¹ envisagé au quaternaire

1. AUBREVILLE. — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (1949).

d'autres transformations de la végétation et des flores, consécutives à un certain mouvement de bascule de l'équateur, continuant d'abord vers le sud le déplacement du tertiaire, puis revenant à une position précédemment atteinte coïncidant avec la position actuelle. Une accentuation du mouvement vers le sud aurait entraîné évidemment une progression des flores équatoriales vers le sud, surtout en suivant les chaînes de montagne, et une extension de l'aridification en Afrique centrale, tandis que la bande forestière de forêt humide aurait au moins temporairement pénétré au nord de l'hémisphère austral, tout en se maintenant dans l'hémisphère boréal dans des stations refuges humides le long des côtes de l'Afrique occidentale, surtout sur les reliefs (bastion du Cavally en Côte d'Ivoire, bastion de la Tanoé au Ghana, bastion du Gabon (Monts de Cristal), Monts de Chaillu, bastion du Biafra, bastions où actuellement encore la richesse floristique est la plus grande.

Ainsi l'équateur durant l'ère tertiaire s'est déplacé depuis ce qui était l'Europe vers le centre actuel de l'Afrique, et avec lui la bande floristique tropicale. Dans son mouvement celle-ci a laissé des séquelles. C'est l'explication de ces espèces appartenant à des flores chaudes qui subsistent encore dans la zone tempérée nord actuelle comme reliques et témoins de l'ancienne occupation de ces régions par une flore tropicale. Nous en avons donné des exemples (p. 195), que l'on pourrait considérer comme des preuves de l'ancienne emprise septentrionale de la zone tropicale et donc de son déplacement conséquent vers le Sud.

Sur la base de nos hypothèses nous avons proposé des explications à la plupart des faits curieux ou extraordinaires de répartition des flores. Il reste cependant encore à expliquer, si possible, l'absence d'homologie entre la flore tempérée chaude de l'hémisphère nord et la flore tempérée chaude de l'hémisphère sud. Nous avons admis volontiers que les voies mystérieuses de l'évolution avaient dans la bande équatoriale engendré des phylums divers, les uns se produisant dans toute cette bande, d'autres se manifestant plus à l'Est, ou plus à l'Ouest, dans des secteurs au contraire limités. C'est ainsi que par exemple les Césalpinoïdées se sont plutôt développées vers l'Ouest et les Diptérocarpacées à l'Est, que les Sapotacées sont apparues dans toute la zone tropicale, etc. Toutes ces transformations initiales à partir des Angiospermes archaïques, ont eu des conséquences qui se manifestent encore — en gros — dans la distribution actuelle des familles et tribus. Mais on conçoit mal comment une différenciation ait pu se produire entre une flore extratropicale boréale et la flore géographiquement homologue australe, l'une et l'autre trouvant des conditions écologiques comparables dans les deux hémisphères. Nous avons rencontré la même interrogation, et constaté l'absence de réponse à propos des Conifères¹. Pourquoi existe-t-il une flore boréale et une flore australe distinctes de Conifères?

La prise en considération des fossiles change les données du problème, et le rend encore plus complexe. La séparation floristique remar-

1. AUBREVILLE. — cf. p. 195.

quable entre les bandes tempérées subarctique et australe, marquée nettement par exemple par les aires de distribution des Fagacées pour la première et celles des Protéacées pour la seconde, n'existe plus en effet si l'on considère les fossiles de *Quercus*, *Fagus* et de Protéacées. On aurait observé en effet des fossiles de *Quercus* dans des stations très australes : pointe sud de l'Amérique du Sud, S.-E. de l'Australie, Nouvelle-Zélande, c'est-à-dire en pleine zone tempérée australe; et très curieusement aussi au Nord-Est du Brésil. De même on aurait trouvé des fossiles de *Fagus* et de *Nothofagus* dans les aires actuelles des *Nothofagus* antarctiques (Terre de feu, S.-E. Australie, Nouvelle-Zélande)¹.

D'autre part les indications de Protéacées dans le tertiaire européen sont multiples : à l'éocène au pied des Pyrénées, dans le bassin parisien (*Grevillea*, *Dryandra*); à l'oligocène, en Allemagne (*Dryandra*), au samoisien des *Grevillea* dans les grès calcaires de Cilao. Rappelons ces pollens de Protéacées reconnus dans le bassin de Londres.

Un fait indiscutable est la présence exclusivement dans l'hémisphère austral d'espèces actuelles de *Nothofagus*, le hêtre antarctique, homologue du hêtre de la zone tempérée nord. Supposons qu'il n'y ait pas de doute sur la présence de fossiles de Fagacées et de Protéacées tertiaires à l'opposé des aires actuelles. Comment expliquer alors que tous les *Quercus* et *Fagus* aient disparu de l'hémisphère austral, et que toutes les Protéacées aient disparu de l'hémisphère boréal, les uns et les autres se cantonnant aujourd'hui dans les aires remarquablement homologues par rapport à l'équateur.

Il peut paraître d'abord simple de supposer que les aires tertiaires de ces groupes s'étendirent à la fois sur les deux hémisphères, hypothèse satisfaisante pour l'esprit qui n'admet pas facilement une distribution toujours limitée à un hémisphère ou nord ou sud. Mais d'une difficulté on retombe dans une autre. Pourquoi s'est fait à une certaine époque du tertiaire le clivage entre les aires nord et sud et la disparition d'une de ces aires, conduisant aux structures floristiques actuelles.

Les changements au tertiaire de la position de l'équateur laissent entrevoir la possibilité, le début, d'une explication. Le refroidissement en Europe consécutif au déplacement de l'équateur vers le Sud, à partir de sa position mésogéenne, aurait pu être défavorable aux Protéacées, alors qu'il était au contraire supporté par les Fagales. Simultanément le réchauffement austral aurait favorisé le développement des Protéacées et éliminé les Fagacées (à l'exception du seul *Nothofagus*). Au passage de la bande équatoriale et de sa végétation de forêt dense humide, chênes et Protéacées éventuels auraient été détruits, c'est ainsi qu'aujourd'hui il n'y a ni chênes, ni Protéacées dans ce type tropical humide de forêt dense de plaine, sauf rares exceptions.

L'explication que nous donnons pourrait être généralisée. On peut concevoir qu'à la fin du crétacé les aires de certains groupes d'Angiospermes étaient bitropicales, et que les déplacements de l'équateur

1. EMBERGER. — Les végétaux vasculaires, 2, 1 (1960).

et des continents furent la cause de changements bioclimatiques qui eurent pour effet de détruire en général la bitropicalité, de favoriser l'expansion d'un groupe dans un hémisphère, et éventuellement à l'opposé sa disparition dans l'autre hémisphère.

Il faut par l'esprit se reporter à une situation mouvante des continents et de leurs zones climatiques, dont nous ne pouvons nous faire une idée concrète et où, par conséquent, certains faits précis, dont les traces ont persisté de nos jours, sont hors de toute explication vérifiable applicable à leurs cas.

On signale par exemple des fossiles de Leucospermées (Myrtacées australes) dans l'Alaska. Si ces identifications sont exactes, la station est aberrante, et il faudrait concevoir des bouleversements de flores et de terres flottantes, absolument inimaginables.

Nous donnons plus loin une autre explication, plus satisfaisante pour nous, de la distinction entre les flores subtropicales et extratropicales boréale et australe. C'est qu'elles eurent primitivement des origines distinctes situées dans des parties différentes de la bande tropicale crétacée et tertiaire. L'actuelle flore australe typique (*Nothofagus* Protéacés serait issue de la partie la plus orientale de cette bande intertropicale, et elle aurait peuplé l'ancien continent subantarctique se répartissant donc entre la Nouvelle-Guinée et le sud de l'Amérique du Sud.

Cette explication nous conduit à une autre fondée sur le polyphylétisme des flores primitives. Du point de vue de la pensée logique, rien en effet ne s'oppose à la conception de plusieurs aires séparées, berceaux de mêmes familles à l'intérieur de la même zone intertropicale. Nous pourrions alors concevoir l'origine des Protéacées tertiaires, dont la présence est reconnue en Europe, dans une aire intertropicale européenne distincte de l'aire intertropicale australe que nous avons située vers la Nouvelle-Guinée et l'Australie. De même les Fagacées fossiles tertiaires australes pourraient avoir le même centre d'origine que les *Nothofagus*. Ces branches polyphylétiques auraient disparu par la suite, ne s'étant pas adaptées aux changements climatiques.

GROUPES A AIRES BIPOLAIRES OU BITROPICALES. THÉORIE GÉNÉRALE DES VAGUES FLORISTIQUES

Il existe encore quelques groupes à aires discontinues divisées par l'équateur. Dans l'ordre des Ericales, se séparent très bien géographiquement : les Epacridacées australes (surtout Australie et Nouvelle-Zélande) ; parmi les Ericacées, les Vaccinoïdées nettement boréales, bien que leurs aires débordent vers le sud de la Malaisie, dans le nord de l'Amérique du Sud et comprennent une aire disjointe et isolée, englobant les montagnes de l'Afrique orientale australe et Madagascar ; les Rhododendroïdées également boréales avec une avancée en Indo-Malaisie.

Le cas des Ericoïdées est plus curieux, puisqu'elles ne concernent

que l'Afrique et l'Europe, et plus particulièrement la flore du Cap où sont rassemblés 24 genres dont 19 endémiques et où le genre *Erica* à lui seul comprend presque 500 espèces. Plusieurs genres (*Agauria*, *Blaeria*, *Ericinella*, *Philippia*) se trouvent encore sur les montagnes africaines, de même que *Erica arborea* sur les montagnes de la Tanzanie à l'Ethiopie. C'est cette espèce que l'on retrouve autour de la Méditerranée et dans les îles macaronésiennes. L'aire africaine orientale disjointe de l'aire méditerranéenne se relie à celle-ci par une petite aire relique dans le massif du Tibesti et par des récoltes de pollens en plusieurs points du Sahara.

Erica arborea est ainsi pour nous une espèce relique d'une aire tertiaire africano-européenne d'Ericoïdées.

La même origine relictuelle est à attribuer aux 11 espèces d'Ericoïdées de la France.

Le cas de la 4^e tribu des Arbutoidées est plus incertain et appellerait des précisions supplémentaires. L'aire de cette tribu paraît encore centrée sur l'hémisphère nord, avec des genres comme *Arclostaphylos* dont de nombreuses espèces se trouvent dans les semi-déserts de l'Amérique du Nord, et des *Arbutus* de la côte pacifique des U.S.A. Quelques genres sont cependant nettement à part, du point de vue géographique; *Pernellya* a pour nous une origine nettement australe (Nouvelle Zélande, Tasmanie, pointe sud de l'Amérique du Sud), mais en remontant les Andes il atteint l'Amérique centrale. De même le cas du genre *Gaultheria*, surtout de l'Amérique du Sud tropicale, signalé aussi dans l'Inde et en Birmanie.

Ainsi l'ordre des Ericales est très divisé en groupes, un austral, les autres boréaux, généralement bien séparés. La famille des Empétracées offre aussi 2 genres de l'hémisphère nord tempéré, et un genre *Empetrum* avec 2 aires homologues, l'une nordique (arctique américain notamment), et l'autre couvrant l'extrémité sud de l'Amérique du Sud, ces 2 aires bipolaires étant donc parfaitement séparées.

Tous les cas d'aires éclatées dans les 2 hémisphères Nord et Sud sur tous les continents ressortissent d'explications analogues. Nous y rangerons entre autres celui du genre *Coriaria* dont des fragments d'aires se dispersent de la Méditerranée à la Nouvelle-Zélande et à la Polynésie, et du littoral pacifique de l'Amérique du Sud à la Chine et au Japon.

La famille des Cornacées (10-16 genres), à la taxonomie encore incertaine, a une distribution bihémisphérique qui peut être interprétée ainsi. Dans l'hémisphère nord, le genre *Cornus* domine avec 40-60 espèces dans la zone tempérée depuis l'Amérique du Nord (U.S.A. 17 spp.), l'Europe (France 2 spp.), l'Asie (Inde, Chine, Japon). Curieusement une unique espèce est décrite des hautes montagnes africaines du Kenya et de la Tanzanie, *C. Volkensii*. Dans la même flore tempérée asiatique, il faut ajouter les genres *Toricellia*, *Aucuba*, *Helwingia* et *Maxlisia*.

Dans l'hémisphère sud, zone tempérée, on trouve des genres homologues, *Griselinia* (Nouvelle-Zélande, Amérique du Sud), *Corokia* (Nou-

velle-Zélande); en Afrique australe un genre monospécifique *Curtisia* (présent aussi dans l'île Sainte Héleine).

Dans la zone tropicale enfin, Madagascar abrite 3 genres endémiques. Nous retrouvons *Maxtia* en Indo-Malaisie jusqu'en Nouvelle-Guinée et 2 genres endémiques polynésiens. Tout cet assemblage taxonomique disparate ne s'interprète convenablement que si l'on conçoit des Cornacées crétacées s'étendant primitivement sur les deux hémisphères, puis coupées au tertiaire inférieur par l'invasion d'une nouvelle flore équatoriale, et ayant ensuite des évolutions distinctes au nord et au sud.

La famille archaïque des Hamamélidacées caractérise parmi d'autres la bande tempérée chaude subtropicale boréale, des États-Unis à la Chine. Elle est disjointe en Europe et au proche-Orient où il ne subsiste plus qu'une espèce de *Liquidambar* (*L. orientalis*) en Asie mineure. Mais son emprise tertiaire en Europe est attestée par des fossiles de *Liquidambar*, *Folhergilla*, *Parrotia*, *Hamamelis*, *Hamamelidoxylon*. La famille est absente également de l'Afrique tropicale occidentale et australe.

Il existe aussi des genres typiquement malais. Nettement austraux enfin on trouve au Queensland une petite aire d'un genre monotypique australien, *Ostrearia*; puis en Afrique orientale tant au long des chaînes de montagnes, de l'Éthiopie au Natal, un genre *Trichocladus* à 6 espèces, et à Madagascar un genre *Dicoryphe* avec 14 espèces (+ 1 aux Comores).

Nous sommes donc en présence d'une famille anciennement très répandue dans les 2 hémisphères Nord et Sud. Son aire boréale fut disjointe à hauteur de l'Europe et de l'Afrique occidentale et centrale. L'aire australe est réduite à celles de genres excentriques montagnards (1 africain et 1 malgache), et d'un genre australien étroitement localisé.

La disjonction européenne s'explique par les glaciations quaternaires. La disjonction africaine peut être d'ordre écologique, en raison de l'extension des aires désertiques ou de l'effet inhibiteur concurrentiel de la végétation tropicale humide très dense des régions des plaines occidentales et centrales. Les aires montagnardes à climat tropical atténué et soustraites à la concurrence de la végétation tropicale des terres basses, ont été conservées.

A propos de cet exemple nous pouvons mettre en évidence d'une façon générale les deux types d'explication des aires de groupes qui appartenant plutôt aux flores tempérées, sont limitées en pays tropical pratiquement à des hautes montagnes, isolées donc dans des régions couvertes de végétations tropicales typiques. Ou bien ce sont des éléments des flores non tropicales actuelles qui profitant des conditions plus fraîches des hautes altitudes ont pu migrer dans la zone tropicale, c'est l'explication la plus courante; ou bien ce sont des vestiges de flores archaïques tempérées chaudes mais non tropicales, qui après l'invasion ultérieure du pays par la flore tropicale consécutive à une accentuation de la tropicalisation du climat, se sont maintenues « réfugiées » dans des stations montagnardes où aujourd'hui elles ont le caractère de vestiges. Dans le premier cas, il s'agit d'espèces migrantes et envahissantes, dans le

second, de reliques statiques. Il est vraisemblable que les 2 processus se sont produits selon les cas, mais nous croyons que le second a plus que le premier la valeur d'une explication générale.

Dans le cas d'aires localisées, très éloignées les unes des autres, comme par exemple celui de la communauté d'origine de la flore des montagnes du Cameroun et de celles des montagnes de l'Afrique orientale, seul le second type d'explication paraît applicable. Nous ne croyons guère aux sauts de puce d'une montagne à une autre par-dessus des flores de plaine où la vie est impossible à la flore orophile.

D'un point de vue très général nous sommes entraînés à méditer sur l'hypothèse de l'évolution des flores par vagues successives, grandiose dans le temps et l'espace. Au secondaire, après d'autres disparues, la flore des Gymnospermes couvrait toute la surface de la terre, y compris certainement la zone équatoriale. Au crétacé et peut-être plus tôt encore au jurassique, s'introduisent et se développent dans les forêts de Conifères les premières Angiospermes où se dessinent phylétiquement et dans des aires vastes les familles les plus anciennement connues. Elles envahissent et chassent les Conifères qui ne se maintiennent en zone, tropicale que dans des stations écologiques particulières, mais continuent à régner dans les zones tempérées. De nouvelles apparitions et invasions de flores se succèdent dans le cours du crétacé supérieur et du tertiaire, nées dans les zones chaudes zone équatoriale (s. l.), qui éliminent à leur tour la flore des Angiospermes les plus primitives lesquelles se maintiennent toutefois dans les zones tempérées où elles se sont adaptées. C'est ainsi que nous concevons par apparition et expansion à des âges successifs, par vagues, des flores d'Angiospermes, distinctes, mais évidemment dérivées des plus anciennes, chaque nouvelle recouvrant et éliminant plus ou moins complètement celles antérieurement installées. Ces surimpressions de flores se sont produites dans un monde instable, sur des continents mobiles et sous des climats changeants, ce qui a empêché une distribution statique des groupes floristiques, et a donc abouti à la confusion actuelle ou néanmoins nous sommes tentés de retrouver un certain ordre morphologique, géographique et écologique. Comment une flore peut-elle en éliminer une autre ? En l'étouffant sous son exubérance, en la privant de lumière, en empêchant toute régénération sous un couvert trop sombre, en disputant à chaque individu le sol et la lumière. Sans doute aussi, faudrait-il mettre en cause un mystérieux vieillissement des flores, avec ses symptômes vraisemblables : réduction de longévité, de croissance des individus et de leur potentiel de reproduction.

UN PROBLÈME PARTICULIER AFRICAIN.
LA DISTRIBUTION DES CÆSALPINIÉES (EUCÆSALPINIÉES)

L'étude de la distribution des Cæsalpiniées¹ dans le monde est particulièrement intéressante, parce qu'elle a un aspect écologique et qu'elle concerne surtout une flore sèche. Ce sont pour la plupart des genres d'arbres et d'arbustes, souvent épineux, remarquables par leurs feuilles bipennées et par leurs belles fleurs voyantes, qui habitent le plus souvent des régions arides ou même très arides. Leur propagation est donc arrêtée par les grands massifs de forêt dense humide dans lesquels on trouve très peu d'espèces de Cæsalpiniées, exception faite de quelques espèces de lianes.

Quelques genres ont à l'échelle du monde des aires extraordinairement déchiquetées, disjointes de l'Amérique centrale sèche à l'Afrique du Sud sèche et même à l'Afrique aride du Nord-Est (*Parkinsonia*, *Hoffmanseggia*, *Hæmatoxylon* — celui-ci se trouve encore à Madagascar, *Peltophorum*). Certains ont des aires américaines et asiatiques (*Gleditschia*, *Peltophorum*). Certaines aires américaines sont nettement bitropicales, de part et d'autre de la forêt dense humide amazonienne (*Hoffmanseggia*, *Gleditschia*, *Peltophorum*).

Parkinsonia. Amérique : Mexique, Amérique centrale, U.S.A. — Afrique : 2 aires disjointes, l'une dans les steppes épineuses du S. W. africain (Namaqualand), l'autre dans les steppes du N. Kenya et de l'Abyssinie.

Hoffmanseggia. Amérique : Aires bitropicales : Californie, Arizona aux U.S.A., N.E. du Mexique (Sonora, Basse-Californie) ; et aire sud-américaine, Chili, République Argentine. — Afrique : 4 espèces des régions subdésertiques de l'Ouest de l'Afrique australe.

Hæmatoxylon. Amérique : Amérique centrale, Côte caraïbe, Antilles. — Afrique : S. W. africain ; Madagascar (= *Cymbosepatum*) ; Inde (?).

Gleditschia. Amérique : 2 aires bitropicales ; 3 espèces dans l'Est des U.S.A. ; 1 espèce au Sud de l'Amérique du Sud (Paraguay, Nord de la République argentine, Sud Brésil). — Asie : 1 espèce au sud de la mer Caspienne ; 8 espèces en Chine et N. Vietman.

Peltophorum. Amérique : 2 aires au nord et au sud de l'Hylæa, 1 espèce au Vénézuéla, 1 espèce au Paraguay et au Nord de la République Argentine. — Afrique : 1 espèce d'Afrique australe (Ht Katanga, S. Rhodesia, N. Transvaal). — Asie : Indochine, Indonésie, Australie.

1. AUBRÉVILLE. — Répartition géographique des Eucæsalpiniées et leur disjonction ouest-africaine — C. R. Soc. Biogéo. (1956).

Gymnocladus. Amérique : 1 espèce de l'Est des U.S.A. — Asie : 1 espèce chinoise. — Ce genre est inclus dans la zone tempérée boréale.

La liaison Amérique du Sud-Afrique du Sud aride par 4 genres est un fait exceptionnel, qui s'interprète aisément dans l'hypothèse du monocoïnent wégenérien (fig. 4).

Les 2 centres de densité générique sont l'Amérique tropicale, et Madagascar-Afrique orientale. On compte 13 genres en Amérique, le genre *Caesalpinia* avec une centaine d'espèces de régions sèches étant compris *sensu lato*. Ce genre est divisé parfois entre plusieurs autres (*Brasilethia*, *Guitandina*, *Libidibia*, *Tara*). La distribution des *Caesalpinia* en Afrique est curieuse : une seule espèce de grande liane épineuse, de l'Afrique occidentale à l'Afrique orientale, *C. Welwitschiana*, mais en Afrique orientale de la Somalie au Tanganika sont signalées plusieurs espèces (6-10). Madagascar est un important centre avec 6 genres (*Tetraplerocarpus*, *Bussea*, *Delonix*, *Colvillea*, *Caesalpinia*, *Hematoxylon*) ; s'y ajoutent en Afrique orientale et australe : *Cordeauxia*, *Peltophorum*, *Parkinsonia*, *Shuhuanuaia*.

Dans l'Asie tropicale du Sud-Est et en Malaisie, on retrouve les *Peltophorum* et *Caesalpinia* auxquels s'ajoutent plusieurs genres de lianes, *Wagetea* et *Acrocarpus*, monospécifiques, *Mezoneuron* et *Pterolobium*. Ces 2 derniers comprenant de nombreuses espèces asiatiques, malaises, océaniques, ne détachent respectivement que 2 espèces jusqu'en Afrique occidentale et 1 espèce jusqu'au Katanga et en Rhodésie du Sud.

La disjonction de l'Afrique occidentale sans être totale est remarquable, puisque sa flore outre 2 espèces de lianes, l'une représentant un genre cosmopolite (*Caesalpinia*) et un genre indo-pacifique (*Mezoneuron*), ne compte qu'une (-2) espèces arborescentes de *Bussea*, genre probablement originaire d'Afrique orientale. La plupart des *Caesalpinia* présentes en Afrique traversent le continent en contournant l'Afrique occidentale et centrale par le Sud et par l'Est.

Pourquoi la tribu très ancienne et pantropicale des *Caesalpinia* n'a-t-elle pas accès à l'Afrique occidentale et centrale sauf par quelques lianes, d'introduction peut-être relativement récente ?

La cause est probablement d'ordre écologique. Ces *Caesalpinia* sont des espèces de régions arides ou semi-arides, sauf rares exceptions¹. Il est possible que leur développement ou leur maintien en Afrique occidentale et centrale ait été rendu impossible par la forêt dense humide dont la position a varié — comme nous en avons émis l'hypothèse — au tertiaire entre l'Afrique du Nord et l'équateur actuel.

Seules des espèces de grandes lianes héliophiles en perçant la voûte des arbres de la forêt dense humide, peuvent subsister dans cette forêt.

En Amérique on signale en Amazonie, donc en pays très humide, le genre *Jacqueshuberia*, mais il semble qu'il ne fréquente que des for-

1. En Afrique occidentale, *Bussea occidentalis*; en Amérique du Sud, *Schizolobium* spp.

mations végétales très spéciales et localisées, campinas herbeux et pseudo-catinga du Rio Negro, et non pas la grande sylvie amazonienne.

Il reste encore à expliquer en Amérique les cas de ces genres à aires bitropicales séparées précisément par la forêt amazonienne. L'explication peut être simplement d'ordre écologique. En effet rappelons qu'il s'agit d'espèces héliophiles, adaptées à des stations arides. Or les côtes de l'Amérique du Sud, tant sur le littoral pacifique que sur le littoral atlantique, comportent des secteurs secs, qui probablement ne furent pas ni toujours ni totalement discontinus. C'est par ces voies de bords de mer que des migrations ont pu s'effectuer. Dans d'autres cas les chaînes andines ont aussi permis des migrations d'espèces et des franchissements de l'équateur.

D'assez nombreuses espèces américaines ont des aires bitropicales, séparées par l'Hylæa amazonienne. Citons : Papilionées ; *Ateleia*, *Centrolobium* ; Zygophyllacées ; *Larrea*, *Bulnesia* ; Rhamnacées ; *Condalia* ; Capparidacées : *Alamisquea* ; Rutacées ; *Zanthoxylum*, etc...

THÉORIES SUR L'ORIGINE AUSTRALE GÉNÉRALE DES ANGIOSPERMES

Citons en passant sans nous y arrêter les conceptions d'une origine bipolaire. Si en effet, comme on l'écrit quelquefois, au secondaire le climat de toute la Terre était chaud, le climat équatorial aurait été hyperthermique et ainsi peu favorable à la naissance des Angiospermes tandis qu'au contraire cette flore aurait pu prendre naissance et se développer à des latitudes subpolaires Nord et Sud. Cela fournirait la base de l'explication d'une certaine asymétrie des flores dans les deux hémisphères nord et sud. L'hypothèse de base d'un climat chaud régnant sur toute la Terre, avec une zone équatoriale azoïque, est par ailleurs peu vraisemblable. Des glaciations se sont produites une ou deux fois au paléozoïque ce qui indique une Terre sujette à d'importantes variations climatiques.

D'autres phytogéographes admettent une origine australe générale des Angiospermes. La théorie de WEGENER est à la base de l'hypothèse de DU TOIT¹. Celle-là est croyons-nous inévitable. La flore à *Glossopteris* avait occupé l'inlandsis permo-carbonifère qui s'était étendu autour du pôle Sud sur une partie du continent de Gondwana dans l'hémisphère austral, lequel était constitué d'un assemblage de toutes les terres australes actuelles et au surplus de l'Inde et de la Malaisie. Ce Gondwana était séparé par la Téthys du continent boréal de la Laurasia. Les forêts de *Glossopteris* auraient été le berceau des Renonculacées considérées comme la famille la plus ancienne de la flore herbacée et aussi des Magnoliacées, ancêtres de la flore ligneuse. Ces flores australes tempérées primi-

1. A. L. DU TOIT. — Our Wandering Continents (1937).
BOUGHAY. — The origin of the African Flora (1957).

tives évoluèrent et dans une vaste transgression mésogéenne en éventail à partir du continent gondwanien s'installèrent sur toutes les terres, jusqu'au delà de la Téthys. Au mésozoïque se diversifiaient les différentes flores en même temps qu'à partir du crétacé inférieur le continent de Gondwana se fragmentait et commençait à se disperser. Sous les latitudes équatoriales, durant un réchauffement au jurassique la flore tropicale, la « Malayan Flora », se serait différenciée des flores tempérées nord et

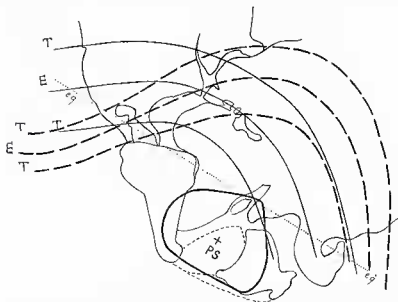


Fig. 5. — Position hypothétique de l'inlandsis permo-carbonifère (d'après BOUGHEY) et du pôle sud P. S. Tropiques T' et Équateur E' correspondants à cette position du pôle sud en lignes de traits.

sud. Telle est, très sommairement exposée, la genèse supposée des Angiospermes archaïques, nées dans les terres australes, après la glaciation permo-carbonifère.

CROIZAT¹ a affirmé lui aussi l'origine australe des Angiospermes. D'après lui elles sont apparues dans le monde préjurassique, à partir de certains centres géographiques, d'où elles ont migré et évolué dans le monde suivant des voies issues de 5 portes principales (Gates). Il a précisé : à l'extrémité sud de l'Amérique du Sud, la « Magellian Gate » ; au sud de l'Afrique, les plus importantes, l'« Afroantartic Triangle » (Natal, l. Kerguelen, Tristan da Cunha), et le « Gondwanic Triangle » (Madagascar, Mascareignes, Seychelles) ; et les centres océaniques, « Neoca-

1. CROIZAT. — *Panbiogeography* I, IIa, IIb (1958) ; *Principia botanica* Ia, Ib (1960).

ledonian Center » et « Macquarian Center ». D'autres centres secondaires d'évolution se sont formés ensuite dans l'ancien et le nouveau monde. Un des mérites majeurs — selon nous — de la géniale conception initiale de CROIZAT est d'avoir conçu l'origine polytopique des Angiospermes archaïques et modernes. Il a admis aussi l'existence du continent du Gondwana qui occupait l'actuel océan indien continent, sans lequel la dispersion actuelle des végétaux est inconcevable.

L'Afrique est ainsi souvent considérée comme ayant été un centre d'évolution principal des végétaux archaïques sans doute parce qu'elle fut toujours un continent massif constitué de larges socles précambriens, et que depuis le mésozoïque elle n'a pas changé beaucoup de forme, sauf à son extrémité septentrionale et quelques golfes sur les bords. Au début du tertiaire au contraire l'Europe et l'Asie étaient en partie sous les mers, ce qui d'ailleurs n'est pas absolument incompatible avec les conditions d'un centre d'évolution, lesquelles et sans doute devaient être principalement bioclimatiques et croyons-nous en relation avec la position de l'équateur.

Il nous paraît par ailleurs difficile d'admettre à la fois la réalité d'une glaciation permo-carbonifère australe puissante et celle d'un centre d'origine des Angiospermes archaïques colonisant les abords ou même l'emplacement de l'inlandsis austral après son réchauffement. Les flores antarctiques, froides, tempérées, auraient eu des berceaux austraux, et de là se seraient étalées en éventail vers le nord. La Terre aurait donc été au secondaire soumise toute entière à des climats froids et tempérés ce qui aurait permis à la flore australe tempérée d'envahir les deux hémisphères. La flore tropicale apparue plus tard aurait alors séparé les flores tempérées septentrionale et australe. L'avantage de cette conception est d'expliquer l'origine de ces aires disjointes de genres « tempérés », couvrant les hautes montagnes dans la zone tropicale, c'est-à-dire d'une flore orophile de souche tempérée isolée en pays tropicaux.

Nos préférences — mais il ne s'agit bien sûr que de vues de l'esprit, dans toutes les hypothèses — vont à une origine là où les conditions semblent les plus favorables à la vie, c'est-à-dire à des zones sous des régimes chauds et marins. A l'éocène inférieur nous pouvons, d'après ce que nous savons alors certainement des climats, placer ces zones favorables au développement biologique et phylétique à hauteur de l'Europe, des États-Unis, de l'Égypte et de l'Indo-Malaisie, toutes régions situées alors dans une bande tropicale, compte tenu des déformations des terres consécutives au démembrement du mono-continent wégénérien.

Et cependant il semble bien que l'opinion de CROIZAT soit partiellement vraie et qu'une partie de la flore australe des Angiospermes soit d'origine australe. Pour en comprendre la possibilité il faut admettre la conception wégénérienne à la fois du mono-continent initial et de la dérive continentale. Nous donnerons des arguments au chapitre suivant à propos des *Nothofagus* et Protéacées.

ORIGINE TROPICALE DES FLORES LIGNEUSES TEMPÉRÉES

Notre explication de ces intrusions orophiles de flores « pseudo-tempérées » en pays tropicaux ressort d'un principe totalement différent : celui des extensions de la flore tropicale dans des zones subtropicales ou pseudotempérées, consécutives à des variations climatiques et, simultanément de reculs des flores tropicales laissant des séquelles en zones devenues vraiment tempérées, les unes et les autres isolant des aires et des espèces adaptées prenant le caractère de reliques.

Développant notre hypothèse fondamentale nous pouvons même penser que les premières Angiospermes furent des types de flores chaudes, dont certains éléments s'adaptèrent à des conditions plus froides au hasard des déplacements continentaux, ceux-ci entraînant des échanges climatiques, et qu'elles furent donc en dernière analyse à l'origine des flores tempérées puis froides. Il existe des reliques de ces flores anciennes chaudes vivant actuellement en pays tropical que l'on range du point de vue taxonomique dans les flores tempérées. Ce sont précisément certains éléments des flores orophiles tropicales constituées en partie de genres familiers aux botanistes de pensée européenne, genres qu'ils considèrent d'habitude comme typiques de la flore tempérée. En réalité rappelons que ces espèces sont biologiquement soumises à des rythmes climatiques tropicaux et ne sont donc pas des éléments d'une flore véritablement tempérée. Nous pensons à l'exemple le plus remarquable des chênes tropicaux, *Quercus* vrais du Mexique, de l'Amérique centrale et de l'Indo-Malaisie, des noyers andins, *Juglans* vrais, et mieux encore aux Fagales reconnues comme tropicales, des genres *Pasania*, *Cyclobalanopsis*, *Castanopsis*, aux *Nothofagus* de Nouvelle-Guinée et de Nouvelle-Calédonie, liêtres austraux de haute montagne, mais aussi occasionnellement se trouvant à basse altitude, aux nombreux *Prunus* indo-malais et africains (*Pygeum*) tropicaux et subtropicaux, auxquels correspondent en Europe 2 espèces, *P. lusitanica* (Macaronésie, Portugal) et *P. laurocerasus* (Eurasie) ; aux *Celtis* tropicaux, etc... toutes espèces qui constituaient les éléments d'une flore archaïque tropicale envahie et plus ou moins chassée ultérieurement par une autre flore tropicale plus thermophile, mais qui s'accrochèrent aux montagnes. Les Fagales de la flore tempérée actuelle seraient en particulier dans cette hypothèse vraisemblablement dérivées de types de Fagales tropicales. Nous nous éloignons donc beaucoup des habituelles façons de penser en matière d'origine des Angiospermes.

Peut-être faut-il trouver dans cette hypothèse l'explication de ces mélanges d'espèces feuillues proches des espèces tempérées actuelles avec de nombreuses espèces normalement tropicales, mélanges dont les paléontologistes auraient constaté l'existence en Europe à l'ère tertiaire. Les premières se seraient ensuite adaptées au climat plus froid du miocène, tandis que les secondes auraient disparu, par défaut d'adaptation, déjà au pliocène, avant même les glaciations quaternaires.

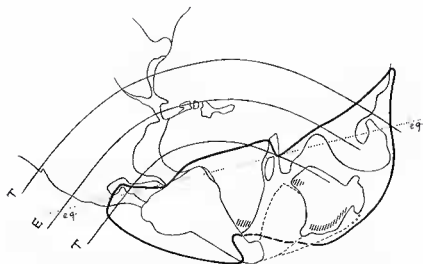


Fig. 6. — Aire actuelle des Protéacées. Les zones de forte densité générique sont hachurées. Origine australe dans la partie australienne de la zone tropicale tertiaire.

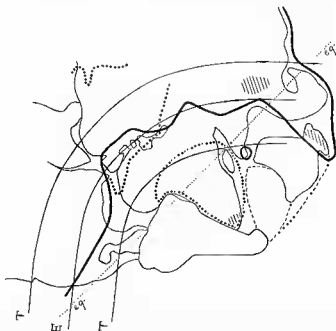


Fig. 7. — Aires actuelles des Éricoïdées et limite sud du genre *Rhododendron*. Les zones de forte densité spécifique sont hachurées. Le genre *Rhododendron* a probablement son origine dans l'Est de la bande tropicale tertiaire (Chine et Nouvelle-Guinée). Les Éricoïdées ont une origine probable dans la bande tropicale tertiaire européenne et se sont répandues dans toute l'Afrique, proliférant dans la région du Cap.

Les *Nothofagus* et les Protéacées, caractéristiques de la flore australe actuelle, ont eu une origine à la fois australe et tropicale comme le montrent les figures 6 et 8. Leur berceau se situe dans la partie Est de la zone tropicale tertiaire, qui comprenait le continent australien et son prolongement la Nouvelle-Guinée. Ces groupes se sont propagés dans les terres adjacentes jusqu'au sud de l'Amérique du Sud.

A l'opposé il y eut parfois en sens opposé invasion des terres australes par des groupes taxonomiques originaires du nord, à partir de l'ancienne zone tropicale tertiaire. Ce serait le cas des Ericoïdées et tout particulièrement d'une espèce relique en Europe, *Erica arborea* (fig. 7).

BRÈVE HISTOIRE HYPOTHÉTIQUE DES FLORES TERTIAIRES DE L'AFRIQUE

Il est possible maintenant de tenter une brève synthèse de l'histoire des flores tertiaires de l'Afrique. Nous choisirons un moment initial, il y a 60-80 millions d'années, correspondant à notre croquis du continent wégénérien et à la position de l'équateur à la fin du crétacé dans notre

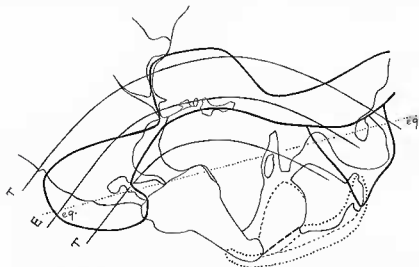


Fig. 8. — Aires des *Nothofagus* et *Quercus* (+ *Pasania*) projetées sur le schéma cartographique tertiaire. L'aire australe des *Nothofagus* couvre la Nouvelle-Guinée, la côte sud de l'Australie, la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande et une partie du Chili. Le berceau de l'aire se place vraisemblablement dans la Nouvelle-Guinée actuellement équatoriale, où les 16 espèces de *Nothofagus* sont isolées dans les montagnes, prisonnières, de la forêt dense équatoriale humide.

actuel hémisphère nord. La végétation équatoriale se situe alors, en Afrique, à la hauteur de la Méditerranée sur quelques degrés de latitude de part et d'autre de l'équateur. Cette bande équatoriale a un tracé sensi-

blement mésogéen. Elle se continue à l'Est au travers du continent asiatique jusqu'en Malaisie. A l'Ouest elle est coupée de la végétation équatoriale américaine par un couloir marin relativement étroit qui débouche sur un océan atlantique très réduit. Dans l'ensemble la bande équatoriale est presque entièrement continentale et les familles qui l'occupent peuvent librement évoluer, chacune dans un certain champ de longitude. Les brassages de flores sont, en principe, physiquement possibles de l'Ouest à l'Est. Les proto-Fagales, proto-Hamamélidacées, etc..., c'est-à-dire toutes les familles les plus archaïques qui ont donné naissance à l'actuelle

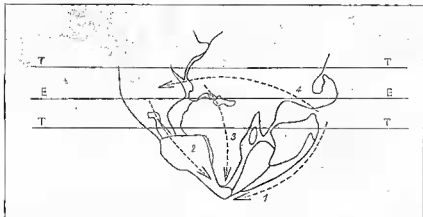


Fig. 9. — Croquis du continent type végénérien conforme aux figures précédentes, mais établi d'après un système de méridiens passant par la ligne hypothétique des pôles du crétacé supérieur. Les flèches indiquent la direction générale des migrations hypothétiques de quelques familles, à partir de la zone intertropicale. Flore australe: 1, Protéacées, Nothofagus, Leptospermoïdées; Flore américaine: 2, Myrtoïdées; Flore africano-européenne: 3, Ericoïdées, Flore boréale: 4, Rhododendroïdées.

flore tempérée de l'hémisphère nord, se trouvent plus ou moins encore mélangées aux familles archaïques qui constituent le tronc de l'actuelle flore tropicale. Ces flores ont par ailleurs au crétacé largement migré et évolué dans les zones intertropicales et au-delà, en s'adaptant aux conditions extratropicales qui sont celles de flores tempérées chaudes. La composition de la flore tropicale varie de l'Ouest à l'Est, préfigurant déjà les variations de composition que nous observons aujourd'hui entre les flores continentales. A l'Ouest, par exemple, nous trouverons les proto-Myrtoïdées, appelées à migrer vers le sud dans toute l'Amérique du Sud. A l'Est, ce seront les proto-Leptospermoïdées qui depuis l'Australo-Mélanésie envahiront par le Sud les terres australes. Entre ces 2 groupes extrêmes l'Afrique échappera à peu près à une occupation par les Myrta-cées, à l'exception du genre *Myrtus*.

C'est l'origine d'une disjonction africaine (à l'exception du genre pantropical *Eugenia*). Les Cæsalpinoïdées prédominent à l'Ouest et au Centre, c'est-à-dire en Amérique et en Afrique et les Diptérocarpacées

à l'Est, en Malaisie. Les premières seront appelées à occuper l'Amérique du Sud et l'Afrique. Les secondes ne quitteront guère l'Indo-Malaisie, poussant une pointe jusqu'en Nouvelle-Guinée. Les proto-protéacées prolifèrent à l'extrême Est avec les proto-Fagales.

En résumé, dans notre hypothèse, les archétypes de toutes les familles primitives naîtraient de troncs répandus tout au long d'une bande intertropicale crétacée puis tertiaire, ce qui explique avec la coalescence des continents et la position géographique de cette bande comment des familles originaires de la même bande équatoriale ont pu les unes constituer ultérieurement les éléments de la flore boréale et les autres ceux de la flore australe. Les centres d'origine des familles se situent donc à l'époque que nous avons choisie pour notre exposé dans une zone équatoriale qui joignait l'Amérique du Nord (U.S.A.), les Antilles et l'Amérique centrale, à l'Ouest, à la Malaisie, à l'Est, en passant par l'Europe et l'Inde. Les migrations hors de cette zone se sont faites vers le Nord et vers le Sud. Mais celles dirigées vers le Nord eurent un développement limité en raison du refroidissement consécutif au déplacement de l'équateur vers le Sud. Celles en direction du Sud furent plus favorisées puisqu'elles se produisirent dans le temps d'une phase « descendante » de l'équateur.

Au Sud de l'équateur tertiaire, dans toute la bande tropicale, les conditions climatiques sont plus ou moins favorables au développement d'une flore intertropicale et d'une flore extratropicale dérivées de souches équatoriales. A l'extrême Ouest, dans tous les secteurs bordant l'Océan atlantique, comme aujourd'hui sur toutes les façades continentales orientales, les climats humides favorisent la végétation des forêts denses ; par conséquent le long des côtes des actuels U.S.A., en Amérique centrale et aux Antilles, la flore de type équatorial peut s'installer aisément, jusqu'au-delà même du tropique du Capricorne (aujourd'hui de même les flores tropicales humides de l'hémisphère sud atteignent les 27° lat. sud).

A l'extrémité Est, la flore intertropicale trouve également des conditions biologiques très favorables. Toute l'Indo-Malaisie est ainsi le domaine incontesté de la « Malayan Flora ».

C'est au centre du grand continent, c'est-à-dire en Afrique saharienne que les conditions climatiques sont mauvaises, au moins aussi dures pour la végétation qu'aujourd'hui et pour les mêmes causes qu'à présent. On peut supposer que de part et d'autre du Tropique s'étendent des régions désertiques ou très arides, qui entraveront ultérieurement les migrations de flores vers le Sud. Elles seront une des causes de l'appauvrissement des flores africaines par rapport aux flores américaines et indo-malaises qui, elles, trouvent toujours des milieux propices à leur dynamisme.

Au-delà du Tropique du Capricorne, sur une profondeur latitudinale de l'ordre de celle des actuelles régions subtropicales et tempérées chaudes, une flore originaire également de la bande équatoriale, a trouvé un champ de vaste expansion en Amérique du Sud, en Afrique centrale et en Australie. Elle est riche, surtout à l'Ouest et à l'Est, en Lauracées. L'Afrique est

plus pauvre pour les raisons tenant au filtrage saharien. On y trouve cependant des Hamamélidacées, Ternstrémiacées, Lauracées, Monimiacées, Styracacées, Ericoïdées, Prunioïdées (ancêtres des *Pygeum* et *Hagenia*), Canellacées, Alangiacées, Caricacées, Cornacées, Bambusées, Oliniacées, Oléacées, Myrsinacées, Pittosporacées, Composées, Vaccinoïdées, Scrophulariacées, Campanulacées, Araliacées, Légumineuses, etc... en mélange avec des Conifères, *Podocarpus*, *Juniperus*, qui ont persisté de nos jours.

Toute cette flore constitue, en mélange avec des éléments dérivés de la flore équatoriale proprement dite, le fond de formations humides ou semi-humides de type fermé. Lorsque le milieu est plus sec une autre flore s'est installée dans toute l'Afrique, constituée de nombreux éléments pantropicaux des flores sèches actuelles, Mimosées, Cassiées, Bauhiniées, Casalpiniées, Combrétacées, etc... Les contacts avec les formations homologues de l'Amérique du Sud ont été faciles, en raison de la sub-coalescence des continents. Cette facilité explique le passage de plusieurs genres de Casalpiniées d'Amérique en Afrique australe (p. 236).

Dans l'extrême Sud, une autre flore australe s'est étendue, originaire de l'Australo-Mélanésie, propagée jusqu'à la pointe de l'Amérique du Sud, et parfois en Afrique du Sud. C'est le processus de l'expansion des Protéacées, *Nothofagus*, et de certains autres éléments de la flore du Cap.

En dépit de l'existence d'un Sahara tertiaire, les communications n'étaient pas complètement coupées entre la flore équatoriale sub-mésogénienne et l'Afrique centrale subtropicale et tempérée chaude. A l'Ouest comme à l'Est, la zone tropicale était soumise à des climats plus humides permettant à des formations végétales de subsister. A l'Ouest des liaisons avec l'Amérique du Sud étaient faciles. Mais surtout les possibilités de franchissement des zones arides s'accrurent avec les conséquences du mouvement descendant de l'équateur. En franchissant le Sahara au cours du tertiaire, celui-ci devint humide, d'autant plus qu'une puissante mousson soufflant de l'Océan atlantique, apportait des quantités considérables d'humidité et de pluies. C'est ainsi que des éléments spécifiquement malais ont pu migrer jusqu'en Afrique occidentale, très loin de leur souche ancestrale (p. 215). L'exubérante flore équatoriale put donc depuis la Mésogée atteindre l'Afrique centrale, tant à l'Ouest qu'à l'Est. En même temps elle continuait d'évoluer. Nous avons ailleurs¹ pensé établir par exemple que la flore humide actuelle des Casalpinoïdées africaines était formée de 2 flores, l'une plus ancienne composée d'éléments d'une flore sèche ancienne et l'autre, en voie d'expansion, faite surtout d'Amherstiées. A une certaine période la flore équatoriale récente fut en compétition avec la flore subtropicale plus anciennement installée de l'Afrique centrale. La première submergea la seconde, qui ne se maintint que dans des montagnes. Les flores tempérées de l'Afrique centrale étaient entraînés aussi dans ce déplacement général vers le Sud, et leurs éléments finissaient par atteindre l'extrémité méridionale de l'Afrique où elles

1. AUBRÉVILLE. — Les Casalpinoïdées dans la flore camerouno-gabonaise. *Adansonia*, ser. 2, 8 (2) 1968.

se mélangeaient avec d'autres éléments austraux originaires d'une flore archaïque australo-papoue venus anciennement du Sud, avant la dislocation complète du continent wénégerien. C'est l'origine des aires reliques de toutes ces familles que nous avons citées plus haut, aires qui sont isolées aujourd'hui, surtout sur les chaînes des montagnes de l'Afrique orientale, et qui constituent les éléments originaux d'une flore afro-montagnarde étendue depuis l'Éthiopie jusqu'au Cap.